Studien über Gefäßbündeltypen und Gefäßformen.

Inaugural-Dissertation

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Freiburg in der Schweiz

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

P. Emmanuel Scherer, O. S. B.
aus Flühli (Luzern).

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1903.

Studien über Gefäßbündeltypen und Gefäßformen.

Inaugural-Dissertation

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Freiburg in der Schweiz

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

P. Emmanuel Scherer, O. S. B.
aus Flühli (Luzern).

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1903.

Meiner teuren Mutter

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet.

Einleitung.

Angeregt durch die Arbeit von W. Laux „über die Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen", hatte ich zuerst die Absicht, eine vergleichend anatomisch-physiologische Bearbeitung der sogenannten konzentrischen Bündel, soweit solche für die Phanerogamen bekannt sind, zu versuchen. Verschiedene Gründe jedoch brachten mich von meinem Vorhaben ab, einerseits der Mangel an Arbeitsmaterial, anderseits die Tatsache, daß ich bei den Vorarbeiten auf einige Dinge stieß, welche meine vollste Aufmerksamkeit in Anspruch nahmen und mir einer weitern Verfolgung wert erschienen.

So ist die vorliegende Arbeit entstanden, deren erster Teil einen Beitrag zur Kenntnis der Gefäßbündelformen des Monokotylenstammes enthält, während sich der zweite mit den Primordialgefäßen, vorzüglich der Wurzeln befaßt. Es scheint vielleicht noch einer Rechtfertigung zu bedürfen, daß hier Dinge, die als längst bekannt und erledigt gelten, aufs neue zur Sprache kommen, aber wohl jeden, der sich mit einem enger umgrenzten, wenn auch scheinbar noch so gut bekannten Gegenstande beschäftigt hat, wird das Gefühl überkommen sein, daß oft gerade das, was man allgemein für ausgemacht hält, am meisten verdiente, untersucht zu werden.

Zudem glaube ich, ein gewisses Gewicht darauf legen zu dürfen, daß diese Arbeit auf dem Boden anatomisch-physiologischer Betrachtungsweise steht. Wenn die ältere vergleichende Anatomie auch eine reiche Fülle von Tatsachen erschloß, wofür Werke, wie jenes von de Bary, beredtes Zeugnis ablegen, so ist dieselbe doch fast immer am Nachweise des Zusammenhanges zwischen morphologischem Bau und physiologischer Leistung vorübergegangen. Zur Ausfüllung dieser Lücke etwas beizutragen, ist ein weiterer Zweck dieser Arbeit.

I.

Über die Gefäßbündeltypen der *Monocotylen.*

§ 1. Einteilung der Bündel. Gesichtspunkte über den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion derselben.

Die große Mannigfaltigkeit, welche die Gefäßbündel der monokotylen Stämme im Gegensatz zu den *Dicotylen* in ihrem Baue zeigen, berechtigt uns zur Aufstellung von Gefäßbündeltypen. Bei einer solchen läßt sich aber ein einheitliches Prinzip nicht gut anwenden, und so habe ich in der folgenden Gruppierung sowohl die Lagerung von Hadrom und Leptom zueinander, als auch gewisse auffallende Größenunterschiede in der Ausbildung der Elemente des erstern zur Abgrenzung herangezogen. Die einzige bis jetzt versuchte oder mir wenigstens bekannt gewordene Einteilung rührt von Russow[1]) her. In teilweiser Anlehnung an dieselbe glaube ich etwa folgende Typen, die aber durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden sind, aufstellen zu können:

1. Typus. Leptom vom Hadrom vollständig oder beinahe vollständig umgeben; sämtliche großen Gefäße ungefähr gleichlumig. In den Rhizomen sehr vieler monokotyler Pflanzen.

2. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert, sich gegenseitig begrenzend mit einer großen Berührungsfläche, welche im Querschnitt entweder eine gerade Linie oder eine Ausbeugung nach der einen oder andern Seite darstellt. Ohne auffallend große Gefäße. Hierher gehören die meisten *Liliaceen.* Dieser Typus ist wenig einheitlich und besonders mit dem vorhergehenden durch Übergänge verbunden.

3. Typus. (*Asparageen*-Typus Russows). Leptom vom Hadrom in Form zweier Schenkel, die je 2—3 große Gefäße führen, umlagert. Findet sich bei *Asparagus* und einer kleinen Anzahl anderer von Russow namhaft gemachter Pflanzen.

4. Typus. (*Gramineen*-Typus Russows). Leptom vom Hadrom in Form zweier Schenkel, welche je ein sehr großes Gefäß führen, umlagert. Bei den meisten Gräsern.

5. Typus. (Teilweise Palmen-Typus Russows). Leptom dem Hadrom angelagert, welch letzteres die größten Gefäße in der Mitte führt; bei einem Teile der Palmen, ferner nach Russow auch bei *Aroideen* und einigen *Scitamineen.*

6. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert. Ersteres in zwei Teile geteilt, die tangential nebeneinander liegen. Hierher möchte ich die Gefäßbündel einiger Palmen und gewisser anderer Pflanzen rechnen, deren Verzeichnis Kny[2]) mitteilt. Ferner dürften auch die Stammbündel von *Tofieldia calyculata* Wahlbg. hierher zu ziehen sein.

7. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert. Ersteres in zwei oder mehr Teile gesondert, die radial hintereinander liegen.

---

[1]) Russow, Betrachtungen. pg. 35.

[2]) Kny, Abweichungen im Bau des Leitbündels der *Monocotyled.* pg. 96.

Hierher sind zu rechnen die ebenfalls von Kny[1]) beschriebenen Leitbündel einiger *Dioscoreaceen*, welchen ich noch jene von *Tamus communis* L. beifügen möchte.

8. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert, mit sehr kleiner Berührungsfläche. Beide Teile radial gestreckt. Dieser Typus findet sich am schönsten bei *Scilla bifolia* L. und einigen andern Zwiebelgewächsen, worauf ich weiter unten zurückkommen werde.

9. Typus (*Scitamineen*-Typus Russows). Leptom dem Hadrom angelagert. An der Begrenzungsstelle beider findet sich eine Einschnürung. Hierher sind nach Russow zu rechnen die Bündel gewisser *Scitamineen*, *Bromeliaceen*, *Pandaneen* und *Typhaceen*.

Zunächst möchte ich bemerken, daß die Merkmale, wie sie der vorliegenden Einteilung zugrunde gelegt sind, sich meistens nur auf die größern Bündel eines Querschnittes beziehen; die kleineren und die dem Rande genäherten zeigen öfters einen abweichenden Bau.

Ferner mag vielleicht auffallend erscheinen, daß ich die sogenannten konzentrischen Bündel als 1. Typus den übrigen Formen kollateraler Bündel an die Seite gestellt habe. Ich halte dafür, daß das konzentrische Bündel, wie es bei *Monocotylen* auftritt, nur eine besondere Modifikation des kollateralen ist. Diese Ansicht wird auch durch die in der Einleitung erwähnte Abhandlung von Laux, der zwar am Unterschiede zwischen konzentrischen und kollateralen Bündeln festhält, gestützt. Aus derselben[2]) geht nämlich hervor, daß auf einem und demselben Querschnitt sich oft die mannigfachsten Übergangsformen vom kollateralen zum perixylematischen Typus finden, ferner, daß eine Umwandlung eines und desselben Leitbündels aus dem kollateralen in den konzentrischen Typus und wieder in den kollateralen statthaben kann, und endlich, daß sich die beiden Bündelformen nicht durch die Qualität ihrer Elementarorgane, sondern nur durch die Anordnung ihrer Hauptteile, die aber sehr verschiebbar sind, unterscheiden.

Ich bin nun keineswegs in der Lage, für jeden der oben aufgestellten Typen den Zusammenhang zwischen anatomischem Bau und physiologischer Leistung aufzuzeigen, glaube aber doch einiges dazu beitragen zu können. Daß ich nichts Abgeschlossenes zu bieten vermag, liegt in der Natur der Sache, da einmal die physikalischen Grundlagen hier nicht in gleicher Weise sichergestellt sind, wie etwa bei der mechanischen Inanspruchnahme, sodann auch unsere Kenntnisse, abgesehen von anderm, z. B. über die Leitungsvorgänge und deren Zusammenhang noch zu lückenhaft sind, um an eine solche Arbeit zu gehen.

---

[1]) Kny, Abweichungen. pg. 104.

[2]) Laux, Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom. pg. 48.

Für den Typus eines Gefäßbündels, vor allem für die Art und Weise einer Anordnung der einzelnen Elemente in demselben, dürften einmal ernährungsphysiologische Gesichtspunkte von Bedeutung sein. Für die Wasserbewegung z. B. besitzen solche Bedeutung die Beziehungen zwischen Gefäßen und angrenzendem Parenchym, welch letzteres ja höchstwahrscheinlich die lebendige Kraft für die Wasserbewegung liefert. Oder man denke an den Transport von Eiweißstoffen durch Elemente des Leptoms, bei welchem, wie man anzunehmen geneigt ist, die festen Elemente des Bündels vielleicht als Widerlager dienen, während wieder turgeszente Zellen für die erforderliche Druckkraft sorgen. Nicht weniger einschneidende Bedeutung kommt wohl mechanischen Gesichtspunkten zu. Einige Bündelformen, wie jene des 1. Typus, ferner der *Gramineen-* und *Asparageen-*Typus legen die Vermutung nahe, daß das Hadrom gegenüber dem Leptom eine schützende Funktion übernommen hat. Öfters treten die Gefäßbündel offenkundig in den Dienst des mechanischen Prinzips, zur Herstellung der erforderlichen Festigkeit gegen äußere Einflüsse, z. B. im Knoten einiger *Juncaceen*, wo nach Laux[1]) perixylematische Bündel auftreten, um dem Knoten eine erhöhte Festigkeit zu verleihen; ferner in Wurzeln oder auch in oberirdischen kurzlebigen Pflanzenteilen, besonders wenn letztere eigentlicher mechanischer Gewebe entbehren. Sodann treten Gefäßbündel öfters in Kombination mit mechanischen Elementen und helfen mit zur Bildung von Trägern.

Neben ernährungsphysiologischen und mechanischen Gesichtspunkten dürfte ferner auch dem zeitlichen Beginne der Vegetationsperiode und deren Verlauf ein Einfluß auf die Gestaltung der verschiedenen Bündelformen zukommen.

§ 2. Spezielles über die Typen 2, 6, 8 aus der Literatur und nach eigenen Untersuchungen.

Im folgenden möchte ich die Typen 6, 2, 8, betreffend einige spezielle Beobachtungen, anführen. Kny[2]) hat gefunden, daß in den unter Typus 6 erwähnten, von ihm hauptsächlich für Palmen beschriebenen Fällen die Einschiebung von Sklerenchymplatten (Komplexe mechanischer Zellen) zwischen die Elemente des Leptoms vor allem ein Mittel zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit für die betreffenden Organe bildet, gleichzeitig aber auch dem Schutze des meist sehr zartwandigen Leptoms zugute kommt. „Wie eine Vergleichung der Blattstielquerschnitte ergibt," sagt Kny, „sind die meisten Bündel in ihnen derart orientiert, daß ihre Mediane nahezu mit der Richtung übereinstimmt, in welcher die betreffenden Organe auf Biegungsfestigkeit vorzugsweise in Anspruch genommen werden. Eine oder mehrere Sklerenchymplatten, welche den Weichbast seiner

[1]) Laux, Beitrag.

[2]) Kny, Abweichungen im Bau des Leitbündels der *Monocotyled.* pg. 105 ss.

ganzen Dicke nach in dieser Richtung durchsetzen und eine direkte Verbindung zwischen dem äußeren Teile und dem Xylem herstellen, werden deshalb beim Biegen des Blattstieles eine zu große Annäherung beider, den Weichbast einschließenden Gewebe verhüten und deren Druck auf seine Zellen vermindern und werden gleichzeitig den ganzen Blattstiel widerstandsfähiger gegen seitlich wirkende Kräfte machen."

Kny stellte sodann auch fest, daß die besprochene Teilung des Phloëms nicht in allen Partien derselben Pflanze in gleichem Maße hervortritt. Bei den Blättern von *Chamaerops humilis* und *Rhapis flabelliformis* findet sich dieselbe besonders im untern und mittlern Teile des Stieles, während nach oben hin dem Stiele auch im erwachsenen Zustande ein höherer Grad von Geschmeidigkeit gewahrt bleiben muß, um bei stürmischem Wetter ein Ausweichen der Spreite zu ermöglichen. Was die Spreite selbst betrifft, so nimmt sie von der Basis nach der Spitze zu allmählich an Biegungsfestigkeit ab. Je mehr man deshalb in der Blattspreite von *Chamaerops humilis* nach aufwärts geht, desto mehr nimmt in den großen Bündeln im allgemeinen die Deutlichkeit der Zweiteilung des Phloëms ab. Der trennende Sklerenchymstreifen ist unterbrochen oder löst sich in einzelne mehr oder weniger unregelmäßig verteilte, isolierte oder mannigfach in Verbindung miteinander tretende Gruppen verdickter Zellen auf. An den Spitzen der Fiederchen sind nur noch kleinere und mittlere Bündel mit fast durchweg einfachem Phloëmkörper vorhanden.

Eine oben bereits erwähnte Teilung des Leptoms wurde von mir auch für *Tofieldia calyculata* Wahlbg. beobachtet. Die Bündel im Stamme (Fig. 7) dieser Pflanze liegen entweder dem subepidermalen mechanischen Ringe an, oder sie besitzen einen mechanischen Beleg auf der Leptomseite. In beiden Fällen wird das Phloëm durch eine vorspringende Platte mechanischen Gewebes, das öfters aus typischen mechanischen Zellen besteht, entweder in zwei Teile entzwei geschnitten, wenn die Platte das Hadrom des Bündels erreicht, oder, wenn dies nicht der Fall ist, nur eingebuchtet. Offenbar handelt es sich auch hier um eine Schutzfunktion gegenüber dem Leptom. Wie dieselbe im besondern aufzufassen ist, als Schutz gegen mechanische Einwirkungen oder gegen Kollabieren bei zu starker Transpiration, kann ich nicht entscheiden, doch glaube ich, daß letzteres wahrscheinlicher ist. Vielleicht gehört die beschriebene Erscheinung auch zu jenen Steppenzeichen, welche einzelne Gräser und Scheingräser unserer Flora aufweisen, die nebst den außergewöhnlichen Verdickungen der Schutzscheide nach der Ansicht Schwendeners[1]) offenbar nicht an den heutigen Standorten Mitteleuropas, sondern in der durch größere klimatische Extreme ausgezeichneten nordasiatischen Urheimat entstanden sind.

[1]) Schwendener, Gesammelte bot. Mitteilungen Bd. I. pg. 84.

Eine andere Erscheinung, welche ebenfalls zeigen dürfte, wie die Form der Gefäßbündel durch mechanische Anforderungen, welche an eine Pflanze herantreten, beeinflußt wird, beobachtete ich bei *Narcissus poeticus* L. Im Blütenschafte dieser Pflanze finden sich eine Strecke unterhalb des häutigen Hochblattes größere Gefäßbündel in einem Kreise angeordnet. Dieselben (Fig. 12) gehören dem Typus 2 an, mit geradliniger Begrenzungsfläche zwischen Hadrom und Leptom. Auf der Außenseite, das Leptom bogenförmig umfassend, findet sich ein Belag mechanischer Zellen. Schnitte kurz unterhalb des häutigen Hochblattes zeigen, daß hier der Belag mechanischer Zellen nahezu vollständig verschwunden ist. Dagegen weist der Hadromteil eine Einbuchtung auf, die bis zu einer eigentlich bifurkaten Gestalt übergeht. In der Region, wo das Hochblatt abgeht, machen sich dann Umlagerungen geltend, und ein Teil der Gefäße tritt in das Hochblatt ein. Der übrige Teil ordnet sich dann in diesem obersten Teile des Blütenschaftes zu größern und kleinern Gefäßbündeln, von welchen erstere eine mehr oder weniger konkave bis bifurkate Anordnung der hadromalen Elemente zeigen (Fig. 13).

Es liegt nahe, hier die Veränderung in der Form der Gefäßbündel mit dem Verschwinden des mechanischen Belags in Beziehung zu bringen, indem nun der Gefäßteil einerseits eine erhöhte Schutzfunktion für das Leptom, anderseits im Vereine mit dem häutigen Hochblatt die Sicherung der Biegungsfestigkeit des obersten Teiles des Blütenschaftes übernimmt. Beides wird durch eine mehr oder weniger bifurkate Anordnung seiner Elemente sehr zweckmäßig erreicht.

Ähnliche Verhältnisse beobachtete ich auch bei *Narcissus pseudonarcissus* L., doch ist dort der mechanische Belag des Leptoms bedeutend schwächer.

Die Art und Weise der Anordnung von Hadrom und Phloëm, welche den 8. Typus charakterisiert, findet sich am ausgesprochensten bei einigen *Amaryllideen* und *Liliaceen*, so in Blatt und Stamm von *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernum* L., *Scilla bifolia* L., *Hyacinthus orientalis* L., in den Blättern von *Muscari comosum* Mill. und *Gagea arvensis* R. et Sch. Der Unterschied der linearen Ausdehnung der Gefäßbündel in radialer und tangentialer Richtung ist ein so auffallender, daß er beim ersten Anblicke eines entsprechenden Querschnittes in die Augen springt. Der Kürze halber werde ich die Ausdehnung in radialer Richtung als Länge, jene in tangentialer als Breite bezeichnen. Die Gefäße sind in der Längsrichtung meistens eines an das andere gereiht, von ziemlicher Weite und öfters radial etwas abgeplattet, Eigentümlichkeiten, auf die ich noch (unter § 3) zurückkommen werde. An den Hadromteil schließt sich der ebenfalls radial gestreckte Siebteil an.

Eine solche Ausbildung der Gefäßbündel findet sich bei einzelnen Pflanzen sowohl in Blatt als Stamm, wie die Skizze eines Querschnittes durch Stamm und Blätter von *Scilla bifolia*

(Fig. 8) zeigt. Bei andern hierher gehörigen Pflanzen findet sich dieselbe nur im Blatte. Die folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung von Messungen an Querschnitten einiger von mir untersuchter Pflanzen, welche die geschilderten Verhältnisse aufweisen. Die Zahl der Pflanzen, denen solche radial gestreckte Bündel in Stamm oder Blatt zukommen, läßt sich mit Wahrscheinlichkeit noch vermehren.

Spezies.		Radiale Länge der Gefäßbündel.	Breite der Gefäßbündel.
Scilla bifolia	Stamm	210 μ	42 μ
	Blatt	360 „	60—78 „
Leucojum vernum	Stamm	300 „	48—78 „
	Blatt	246 „	60 „
Galanthus nivalis	Stamm	252 „	30 „
	Blatt	250 „	48 „
Hyacinthus orientalis	Stamm	342 „	108 „
	Blatt	270 „	55 „
Gagea arvensis	Blatt	312 „	48 „

Aus diesen Angaben ersieht man, daß die Längenausdehnung in einzelnen Fällen das Fünf- und Mehrfache der Breite beträgt. Unter welchem Gesichtspunkte wird nun eine derartige Anordnung der Elemente des Gefäßbündels verständlich?

Sämtliche Pflanzen, an welchen ich die beschriebene Bündelform beobachtet habe, besitzen eine nur sehr kurze Vegetationsperiode und zeigen außer einer mehr oder minder verdickten Epidermis, weder im Stamm noch in den Blättern spezifisch mechanische Elemente. Da sie aber doch auf einen gewissen Grad von Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen werden (man denke nur an die Stürme, welche im Vorfrühling, zur Blütezeit dieser Pflanzen, das Gelände durchfegen), und die Turgeszenz allein wohl nicht ausreichen dürfte, so ist man versucht anzunehmen, daß hier diese Bündelform wesentlich im Dienste des mechanischen Prinzipes stehe.

Im Gegensatze zu den Elementen des Grundgewebes besitzen die Gefäßbündel doch einen größern Zusammenhalt und eine gewisse Festigkeit, natürlich im Hadromteile, welcher sehr wohl geeignet ist, bei entsprechender Anordnung mechanischen Anforderungen zu genügen, wenn dieselben ein gewisses Maß nicht übersteigen. Im Stamme, z. B. von *Scilla bifolia*, besitzen die Bündel, wie aus der Abbildung (Fig. 8) ersichtlich ist, eine fächerförmige Anordnung, indem sie vom Mittelpunkte nach allen Richtungen gleichmäßig gegen die etwas verdickte Epidermis ausstrahlen. Sie bilden also einen der Peripherie genäherten Kreis von Trägern, bekanntlich eine mechanisch günstige Konstruktion für Organe, die auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen werden. In den Blättern ist die Anordnung der Bündel eine solche, daß die Längenausdehnung derselben im

Blattquerschnitt senkrecht auf dessen größerm Durchmesser steht, also wiederum eine vorzügliche Einrichtung, um das Einknicken der Blattspreiten zu verhüten.

Interessant sind in dieser Beziehung die Blätter von *Narcissus poeticus* L. Während bei *Scilla bifolia* und *Leucojum vernum* die Blätter in ihrer ganzen Längenausdehnung eine ähnliche bandförmige Anordnung der hadromalen Elemente zeigen, findet sich eine solche in den Blättern von *Narcissus poeticus* nur im untern Teile des Blattes. Hier (Fig. 9) sind in den großen Gefäßbündeln die Gefäße radial aneinander gereiht und bilden teilweise mit der Epidermis anliegenden kleinen Bündeln kombinierte Träger. Schon in der Mitte (Fig. 10) des Blattes ist jedoch diese Anordnung fast aufgegeben, und gegen die Spitze zu ist die tangentiale Ausdehnung eher größer als die radiale (Fig. 11).

Die beschriebenen Verhältnisse hängen wohl mit der mechanischen Inanspruchnahme zusammen. Dieselbe ist bekanntlich an der Basis des Blattes am größten, am kleinsten an der Spitze.

Vergleichsweise sei hier auch noch das Verhalten erwähnt, welches *Scilla autumnalis* L. zeigt, eine Pflanze, die im Herbste zur Blüte kommt. Im Stamme derselben findet sich unter der Epidermis ein fester mechanischer Ring. Hier besitzen die Gefäßbündel nicht mehr Bandform, sondern es gabelt sich das Hadrom, indem es das Leptom größtenteils umfaßt und einen Anschluß an den mechanischen Ring zu gewinnen sucht.

Weil sämtliche in Betracht kommenden Pflanzen verhältnismäßig voluminöse Organe, dicke Blätter und Stengel besitzen, wäre es möglich, daß die gedachten Bündelformen eine ernährungsphysiologische Bedeutung hätten. Da aber andere Pflanzen von ähnlichem Habitus, aber mit anderweitigen mechanischen Ausrüstungen, wie manche *Allium*-Arten (Fig. 17), diese Bündelformen nicht zeigen, glaube ich, daß es wohl in erster Linie mechanische Zwecke sind, welchen diese bandförmig gestalteten Gefäßbündel dienstbar sind.

§ 3. Durchmesserverhältnisse der Gefäße als biologisches Gruppenmerkmal.

Ich habe oben auch jenen Teil der Lebensbedingungen, der im zeitlichen Beginn und Verlauf der Vegetationsperiode besteht, als einen Faktor erwähnt, der für die Gestaltung der Leitbündel in Betracht kommen dürfte. Unter diesen Gesichtspunkt fallen die folgenden Ausführungen, welche sich mit dem Zusammenhange zwischen Größe und Entwicklungsfolge der Gefäße einiger Pflanzen, insoweit also auch mit ihrer Bündelform beschäftigen.

Sämtliche beim *Scilla*-Typus (8) oben aufgezählten Pflanzen sowie einige andere mit Bündeln, die der Hauptsache nach dem 2. Typus angehören, zeigen einige bemerkenswerte Eigentümlichkeiten inbezug auf Weite und Aufeinanderfolge der Gefäße.

Jedenfalls kann die Behauptung[1]), daß im Stengel die Vasalteile ihre engsten Gefäße nach innen, die weitesten nach außen kehren, in dieser Allgemeinheit nicht zu Recht bestehen. Bereits de Bary[2]) macht einige gegenteilige Angaben. „In den seitlich abgeplatteten Monokotylenbündeln liegen die Tracheen in einer ununterbrochenen einfachen oder streckenweise mehrfachen, von innen nach außen gehenden Reihe. In dieser pflegt auf einen oder wenige enge Erstlinge nach außen eine einzelne oder wenige Tracheen von beträchtlicher Weite zu folgen, z. B. eine sehr große Spiraltracheide im Blattstiel von *Musa, Canna,* weiter nach außen keine Tracheen mehr oder einige relativ sehr enge, z. B. bei *Musa*, *Canna*, *Heliconia* und andern mehr. Auch die breiten, nicht seitlich abgeplatteten Bündel im Stamme mancher Palmen zeigen das gleiche Verhalten."

Zwei Tatsachen sind es, die in dieser Stelle angetönt werden, einmal, daß auf eines oder wenige enge Erstlingsgefäße sofort ein einzelnes oder mehrere Gefäße von beträchtlicher Weite folgen können, ferner, daß der Abschluß des Hadromteils gegen die Rinde hin durch relativ sehr enge Elemente geschehen kann.

Diese beiden Erscheinungen finden sich nun auch, teilweise in typischer Ausbildung, bei den hier in Rede stehenden Pflanzen. Es gehören nach meinen Beobachtungen hierher:

Galanthus nivalis L.
Leucojum vernum L.
Scilla bifolia L.
Hyacinthus orientalis L.
Muscari racemosum D. C.
Muscari comosum Mill.
Narcissus poeticus L.
Narcissus pseudonarcissus L.
Arum maculatum L.
Fritillaria tenella M. B.
Gagea arvensis R. et Sch.
Allium sphaerocephalum L.
Gladiolus sp.
Tulipa Gesneriana L.

Am ausgeprägtesten zeigen die sechs zuerst aufgeführten Pflanzen die erwähnten Eigentümlichkeiten. Jedoch sind dieselben auch bei den meisten der übrigen, wenigstens in ihren Blättern, immerhin noch sehr in die Augen fallend.

Ich lasse hier einige Messungen folgen, welche ich an Querschnitten durch solche Pflanzen ausgeführt habe. So wurden bei *Scilla bifolia* in Stamm und Blatt für je ein Bündel die Durchmesser sämtlicher Gefäße ermittelt. Ob die als die ersten aufgeführten Gefäße auch immer wirklich die ältesten sind, oder ob ein Teil der Erstlinge schon zerstört war, ließ sich nicht immer genau feststellen.

---

[1]) Strasburger, Lehrbuch, pag. 91.
[2]) De Bary, Anatomie. 335, 336.

Scilla bifolia Blatt I. Gefäß 20 μ
II. „ 38 „
III. „ 44 „
IV. „ 28 „
V. „ 25 „
VI. „ 17 „

Im Stamm beginnt das Bündel mit zwei kleinen Gefäßen von 7 und 10 μ, dann folgen III. Gefäß 18 μ
IV. „ 29 „
V. „ 23 „
VI. „ 24,5 μ
VII. „ 13 μ
VIII. „ 10 „.

Für ein Bündel im Stamme von *Leucojum vernum* fand ich: I. Gefäß 11 μ, II. Gefäß 34 μ, III. Gefäß 31 μ, IV. Gefäß 16 μ. Es folgen dann nicht mehr hintereinander sondern in einer Doppelreihe nebeneinander sechs Gefäße, wovon das größte 10 μ, das kleinste 4,5 μ mißt. Für das Blattbündel von *Leucojum* ergaben die Messungen: I. Gefäß 28 μ, II. Gefäß 17 μ, III. Gefäß 20 μ. Daran anschließend folgen fünf Gefäße mit 8,5 –4 μ Durchmesser. Bei *Hyacinthus orientalis* fand ich für das Stammbündel folgende Werte: I. Gefäß 21 μ, II. Gefäß 24 μ, III. Gefäß 28 μ, IV. Gefäß 27 μ; dann folgen zwei Gefäße mit 25 und 21 μ nebeneinander; daran lehnen sich weitere sieben Gefäße mit 14—6 μ Durchmesser an. In einem Blattbündel von *Hyacinthus* erscheinen zu innerst Überreste zerquetschter Primanen, dann folgen: I. Gefäß 11 μ, II. Gefäß 20 μ, III. Gefäß 11 μ, IV. Gefäß 11 μ. Um dieses letzte bogenförmig gelagert, finden sich weitere zwölf Gefäße von fast gleicher Größe mit ungefähr 5 μ Durchmesser.

Im Stamm von *Muscari racemosum*, wo die Gefäße nicht mehr bandförmig angeordnet sind, beginnt das Bündel mit einigen halbzerdrückten Primanen, dann folgt ein Gefäß mit 11 μ, dann drei weitere von 24—29 μ Durchmesser; sodann nimmt die Weite wieder ab, und die letzten Gefäße zeigen nur mehr 6—9 μ Durchmesser. Ebenso bei *Fritillaria tenella*, wo zuerst drei Gefäße sich finden von 7—12 μ. Darauf folgen solche von 30—40 μ Durchmesser; dann wird derselbe wieder kleiner, und die letzten Gefäße zeigen nur mehr 7—5 μ.

Aus diesen Messungen und den beigefügten Zeichnungen geht deutlich hervor, daß in den Gefäßbündeln des Stammes und der Blätter der aufgeführten Pflanzen auf ein oder wenige enge Erstlingsgefäße öfters sofort weitlumige Gefäße folgen, und zwar zeigen nicht selten die unmittelbar folgenden das größte Lumen, ferner, daß die letzten Gefäße gegen die Rinde hin nicht das weiteste Lumen besitzen, sondern sich vielmehr ein in den Einzelfällen mehr oder minder plötzliches Sinken der Durchmessergröße zeigt.

Bei einigen hierher gehörigen Pflanzen finden sich aber zwischen oder neben den großen Gefäßbündeln auch noch kleine, welche sich dadurch auszeichnen, daß sie in der Mehrzahl der Fälle innen sogleich mit den weitlumigsten Gefäßen beginnen und nach dem Leptom zu immer kleinere Gefäße bilden, also gewissermaßen einen Gefäßteil zeigen, der wie die Hadromplatte einer Wurzel aussieht. Das ist sonach genau das umgekehrte Verhalten gegenüber der bekannten Regel. (Figur 4—6.)

Welches ist nun der kausalfinale Grund für die ganze eben geschilderte, doch etwas auffallende Erscheinung?

De Bary gibt für die von ihm beschriebenen ähnlichen und oben angeführten Vorkommnisse keine Erklärung. Ich lasse mich auf eine Deutung der bezeichneten Erscheinungen für die speziell von ihm aufgeführten Pflanzen ebenfalls nicht ein, da ich die Lebensweise sowohl als auch die anatomische Beschaffenheit derselben nicht genau genug kenne. Für die von mir aber namhaft gemachten Pflanzen, die sich überdies als eine biologische Gruppe darstellen, möchte ich eine, wie ich glaube, nicht ganz unbefriedigende Erklärung zu geben versuchen,

Fassen wir einmal die Lebensverhältnisse dieser Pflanzen etwas näher ins Auge.

Sämtliche Pflanzen besitzen Zwiebeln oder Knollen und sind ohne Ausnahme Kinder des Frühlings oder sogar des Vorfrühlings. So blüht *Galanthus nivalis* schon im Februar, *Scilla bifolia* und *Leucojum vernum* im März und April, *Muscari racemosum* im April, *Muscari comosum* im Mai. Durch die in der Zwiebel oder im Knollen aufgehäuften Reservestoffe sind diese Pflanzen imstande, sobald nach dem Schmelzen des Schnees günstige Temperaturverhältnisse und entsprechende Vegetationsbedingungen eingetreten sind, sich mit einemmale, so zu sagen, über Nacht zu entwickeln. Auffallender als bei uns, ist diese Erscheinung in andern Vegetationsgebieten z. B. etwa den ungarischen Pußten, die nur im Frühling einen üppigen farbenreichen Blumenflor aufweisen, sobald aber die wärmere Jahreszeit eintritt, infolge der Hitze und mangelnden Feuchtigkeit das Bild einer öden Steppe bieten. Hier sind es die gleichen Zwiebelgewächse oder stellvertretende Arten, die in üppigster Fülle, wie mit einem Schlage die weiten Ebenen bedecken, um nach kurzer Dauer ebenso schnell, wie sie emporgeblüht, auch wieder zu verschwinden. Ein ähnliches Bild bietet nach Rikli[1]) auch die Niederungsflora der Insel Korsika, mit ihren zahlreichen Arten der Gattungen *Narcissus, Gladiolus, Hyacinthus, Romulea, Muscari, Ornithogalum, Leucojum, Allium.*

Nicht unterlassen möchte ich es, hier kurz noch einige Worte Grisebachs[2]) zu zitieren. Nach ihm ist die Entwicklung der Tulpenzwiebel gleichsam ein Symbol für intensive Benutzung der

[1]) Rikli, Bot. Reisestudien. pag. 26.
[2]) Grisebach, Die Vegetation der Erde. Bd. I. pag. 451.

Zeit, für die Sicherung des Fortbestandes und der periodischen Wiederbelebung organischer Naturkräfte im Kampfe mit dem Klima. „Solange die Blätter sich mit Wasser versorgen können, arbeiten sie an der Ausstattung der Zwiebel mit Nährstoffen; in demselben Maße, als die Ablagerungen des vorhergehenden Jahres zur Entfaltung der Blüten, zur Reife des Samens und zur Ausbildung neuer Blätter verwendet werden, wobei von den alten Organen nur die häutigen Außenschalen übrig bleiben, hat im Innern derselben wieder eine verjüngte Masse von Nahrungsspeichern für das kommende Frühjahr den Raum der verbrauchten Stoffe eingenommen und kann nun den langen Sommer und Winter hindurch in Ruhe ausharren, bis die Lebensreize den Bildungstrieb aufs neue in Bewegung setzen. So bietet die Zwiebel der Tulpe zu jeder Zeit denselben Umfang, dieselbe äußere Erscheinung, aber nur scheinbar denselben Bau, ein Bild unveränderlicher Fortdauer, und doch während des Frühlings in steten Wandlungen begriffen, wie alles Leben mit einem stillen Strome vergleichbar, dessen Gewässer zu ruhen scheinen, während sie stetig, unaufhaltsam an uns vorübergleiten. Einige *Liliaceen* und die meisten *Iris*-Arten unterscheiden sich dadurch, daß sie ihre Nährstoffe in einem Wurzelstocke niederlegen, sind aber doch in ihrer jährlichen Erscheinungsweise den Zwiebelgewächsen sehr ähnlich, da die unterirdischen Organe, so sehr sie in ihrer Form abweichen, in ihrem Verhältnis zum Leben der Pflanze wesentlich übereinstimmen. Für alle diese Gewächse erscheint selbst die kurze Dauer des Steppenfrühlings noch wie ein Übermaß, von dem sie nur eine Zeitspanne von wenig Tagen zum längst vorbereiteten Wachstum jener durch Farbenschmuck und Größe auffallendsten Gebilde, von denen die Befruchtung abhängt, in Anspruch nehmen.“ Auch bei uns verschwinden diese Pflanzen des Frühlings schneller oder langsamer, und alle oben aufgezählten Arten besitzen eine oft lange Periode der Ruhe, eine sogenannte Sommerruhe, wo ihre Zwiebeln oder Knollen blatt- und stengellos in der Erde ruhen, ausgenommen *Gladiolus* und *Allium*. Einige der andern gehen sogar der Wurzeln verlustig. Es ist übrigens eine bekannte Erscheinung, daß man *Hyacinthen*-Knollen, die abgeblüht sind, im weitern Verlaufe der Vegetationsperiode nicht zum Austreiben bringen kann, sondern erst im folgenden Winter.

Die Entwicklung dieser Zwiebel- und Knollengewächse des ersten Frühlings ist also, wie aus den obigen Darlegungen hervorgeht, eine sehr schnelle, ja oft eine beinahe plötzliche. Die Lebensdauer der oberirdischen Organe ist eine relativ kurze; von der Entwicklung der Blüte bis zur Fruchtreife vergehen in unserer Gegend 1—2 Monate, kaum mehr, während an andern Orten die Dauer des Kreislaufes eine noch kürzere sein wird. Diese Gesichtspunkte erklären den eigentümlichen Bau der Gefäßbündel, die auffallende Gefäßfolge. Die starke, fast plötzlich auftretende Inanspruchnahme des Leitungssystems fordert genügend große Bahnen für das Transpirationswasser; das ist eine

unabweisbare Forderung, und wir sehen dieselbe darin verwirklicht, daß auf einmal, ohne einen vermittelnden Übergang, auf wenige englumige Erstlingselemente folgend, Gefäße entstehen, die durch Weite des Lumens hervorragen. Hat die Pflanze den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht, so sinkt die Gefäßgröße wieder, in einigen Fällen äußerst rasch, fast unvermittelt auf ungewohnt kleine Durchmesser, in andern Fällen in mehr abgestufter Reihenfolge. Es gibt einzelne Fälle, wo die plötzliche starke Inanspruchnahme des Leitungssystems und die nachherige verminderte derart zum Ausdruck kommen, daß die auf die Erstlingsgefäße unmittelbar folgenden weitlumigen Gefäße die größten des ganzen Gefäßbündels sind.

Es dürfte auch noch erwähnenswert sein, daß die meisten der in Frage kommenden Pflanzen in den Gefäßbündeln ihrer Stengel und Blätter auf eine Bildung sekundärer Gefäße ganz oder beinahe ganz zu verzichten scheinen. Wenigstens fand ich bei *Scilla bifolia*, *Galanthus nivalis*, *Muscari racemosum* nur Ring und Spiralgefäße, und höchstens die allerletzten konnten vielleicht netzförmig verdickt sein, was wegen des kleinen Lumens dieser Gefäße nicht deutlich zu sehen war. Bei *Gladiolus* spec. dagegen, einer Pflanze, welche die ganze Erscheinung nicht mehr so typisch zeigt, fand ich auch getüpfelte Gefäße. Das spärliche Auftreten sekundärer Gefäße ist leicht verständlich. Diese Pflanzen entstehen schnell und vergehen wieder ebenso schnell. Während des Emporschießens brauchen sie streckungsfähige Gefäße, und sind sie ausgewachsen, so ist auch schon ihr Ende da. Pflanzenteile aber, welche sekundäre Elemente in größerer Anzahl anlegen, insbesondere leiterförmig und porös verdickte Formen, lassen auf eine längere Lebensdauer im ausgewachsenen Zustande schließen.

In den Blättern der besprochenen Pflanzen kommt die rasche Größenzu- und -abnahme der Gefäße gewöhnlich noch ausgesprochener zur Erscheinung als im Stamm. Besonders ist das der Fall bei einigen Pflanzen mit relativ langer Lebensdauer der oberirdischen Teile, wie z. B. *Gladiolus*. Hier zeigt ein Querschnitt durch den Stengel nicht gerade viel von einer raschen Größenzunahme der Elemente (Fig. 19), und auch von einer Abnahme des Lumens derselben gegen das Leptom zu ist meist ebenfalls wenig zu bemerken, ja öfters finden sich die größten Gefäße gerade an der Grenze des Leptoms. Ein Blattquerschnitt dagegen bietet ein typisches Bild (Fig. 20). Hier finden sich an erster Stelle 2—3 enge Gefäße, dann macht sich ein plötzliches Steigen des Durchmessers bemerkbar bis zu einem Maximum und dann ein noch rascheres Sinken bis auf ein Minimum des Lumendurchmessers, welcher oft bedeutend unter jenem der ersten Elemente steht.

Das verschiedene Verhalten von Stamm und Blatt ist hier höchst wahrscheinlich eine Folge der verschiedenen Transpirationsgröße beider, denn es ist klar, daß die im Verhältnis zum Stamm viel mächtiger entwickelten Blätter auch eine größere

Transpiration, deshalb auch ein stärkeres Bedürfnis nach rascher Vergrößerung der Leitungsbahnen besitzen.

Wir können zum Vergleiche mit den festgestellten Tatsachen eine bekannte Erscheinung heranziehen. Die Abgrenzung der Jahresringe, welche sich mehr oder weniger deutlich auf Stammquerschnitten durch unsere Laub- und Nadelhölzer zeigt, beruht bekanntermaßen auf dem ungleichen Baue des Frühlings- und Herbstholzes. Die Verschiedenheit wird bewirkt teils durch eine ungleiche Verteilung der Elemente im Jahresringe, teils durch eine abweichende Ausbildung der nämlichen Elemente im Frühlings- und Herbstholz. Meist sind im Frühlingsholz zahlreichere Tracheiden und Gefäße vorhanden als im Herbstholz, und was besonders auffällt, die genannten Elemente des Frühlingsholzes zeigen eine um vieles größere Lumenweite. Dazu kommt noch, daß die Elemente, welche das Frühlingsholz zusammensetzen, meist zartwandiger sind als jene des Herbstholzes. Überdies sind im Herbstholz die Elemente radial meist bedeutend verkürzt, sodaß sie eine tangentiale Abplattung zeigen.

„Vom Nützlichkeitsstandpunkte aus", bemerkt Haberlandt[1]), „läßt sich diese Erscheinung wohl folgendermaßen erklären. In jedem Jahre vergrößert sich die transpirierende Laubkrone des Baumes. Als nächstes Bedürfnis nach dem Wiedererwachen der Vegetation im Frühjahre stellt sich demnach eine Vermehrung der Wasserleitungsbahnen heraus. Diesem Bedürfnisse wird im Frühjahr und Frühsommer durch die Bildung des gefäßreichen Frühlingsholzes entsprochen. Wenn dann in den heißesten Sommermonaten, im Juli und August die Transpiration der Laubkrone ihr Maximum erreicht, dann ist die Vermehrung der Leitungsbahnen des Wassers bereits erfolgt, die neuen Gefäße sind schon funktionstüchtig geworden. Nunmehr kann die Pflanze auf die Erhöhung der Festigkeit ihres Stammes bedacht sein. Libriformstränge werden gebildet, und im Herbstholz wird durch die tangentiale Abplattung seiner Elemente und durch die Verdickungen der Wandungen der mechanisch wirksame Teil des Jahresringquerschnitts möglichst vergrößert."

Es ist nicht zu leugnen, daß zwischen den beiden besprochenen Erscheinungen eine Analogie herrscht. Hier wie dort zeigt sich im Frühlinge mit dem Beginne der Vegetationsperiode das Bedürfnis nach großen, wasserleitenden Elementen, und wird demselben auf ähnliche Weise Rechnung getragen. Hier wie dort werden, nachdem das Bedürfnis nach reichlichen Wasserbahnen befriedigt und, so zu sagen, auch der Höhepunkt der Tätigkeit erreicht ist, englumigere Elemente angelegt, wobei im einen Falle die Pflanze noch speziellen (mechanischen) Bedürfnissen Rechnung trägt. Wir haben es eben auf der einen Seite mit ausdauernden Gebilden, auf der andern mit rasch dahinschwindenden Organen solcher Pflanzen zu tun, welche eine Sommerruhe halten.

---

[1]) Haberlandt, Physiolog. Pflanzen-Anatomie. p. 517.

Auch eine radiale Abplattung der Gefäße findet sich bei den besprochenen Frühlingspflanzen in zahlreichen Fällen; doch ist dies eine Erscheinung für sich und hat mit der am Herbstholze der Bäume auftretenden wohl nichts zu tun. Der Unterschied der Gefäßdurchmesser in radialer und tangentialer Richtung ist übrigens oft ein recht bedeutender. Einige Messungen werden dies bestätigen.

			Radiale Richtung.	Tangentiale Richtung.
Scilla bifolia:	Stamm:	III. Gefäß	18 μ	31 μ
		IV. „	29 „	37 „
		V. „	23 „	34 „
Leucojum vernum:	Stamm:	II. „	34 „	42 „
		III. „	31 „	37 „
		IV. „	16 „	23 „
		I. „	28 „	37 „
		II. „	17 „	42 „
Hyacinthus orientalis	Blatt:	I. „	11 „	21 „
		II. „	20 „	24 „
		III. „	11 „	15 „

Wie die Beispiele zeigen, findet sich diese Abplattung der Gefäße in radialer Richtung bei Pflanzen, welche früher als dem 8. bandförmigen Typus zugehörig beschrieben wurden, und für deren Bündel auch eine mechanische Funktion (sub § 2) wahrscheinlich gemacht wurde. Auch diese Erscheinung dürfte wohl auf jene zurückzuführen sein und, wie schon bemerkt, nicht mit der Abplattung der Gefäße in dikotylen Bäumen in Parallele zu bringen sein, da die letztere beim Herbstholz auftritt, unsere Erscheinung aber auch alle großen Gefäße betrifft und in stärkerm Maße nur bei Pflanzen mit bandförmigen Bündeln vorkommt. Wahrscheinlich wird damit eine Vergrößerung der Kontaktfläche der einzelnen Gefäße und ein sich daraus ergebender festerer Zusammenhang des Gefäßbündels bezweckt, um desto besser den herantretenden mechanischen Ansprüchen genügen zu können.

Daß den Lebensbedingungen, welchen diese Pflanzen unterworfen sind, in der Tat ein Einfluß zukommt, möchte auch aus der Vergleichung mit zwei systematisch nahestehenden Pflanzen hervorgehen, die aber einen teilweise andern Kreislauf der Vegetation haben.

Von *Scilla autumnalis* L. wurde bereits erwähnt, daß sie im Herbste zur Entwicklung kommt. Die untersuchten Exemplare stammen aus Valsugana in Südtirol und wurden am 14. November gesammelt. Die Pflanze findet sich auf trockenen Standorten, und der ganze Bau läßt auf eine Anpassung an solche schließen, so schon die rinnenförmige Gestalt der Blätter, ferner die etwas eingesenkten Spaltöffnungen mit den stark vor-

springenden Hörnchen der Schließzellen. Hier findet sich nun keineswegs der schnelle fast unvermittelte Übergang zu großen Gefäßen, sondern ein allmähliches Ansteigen und dann ein allmähliches Sinken.

Der andere Fall betrifft *Colchicum autumnale* L. Diese Pflanze treibt im Spätsommer oder Herbst zahlreiche Wurzeln und schickt gleichzeitig die Blüten über die Erde empor. Blütezeit August bis September. Die Assimilationszeit der Blätter dauert von April bis Juni. In den Juli fällt die Fruchtreife und das Absterben der alten Knolle. Auf Querschnitten durch den die Fruchtkapseln tragenden Stamm findet man, daß der Gefäßteil vom Zentrum aus mit kleinlumigen Elementen beginnt, daß in der Folge die Lumenweite sich steigert und der Hadromteil gegen den Leptomteil mit den größten oder doch sehr großen Gefäßen endigt (Fig. 14). Das Blatt dagegen bietet so ziemlich ein umgekehrtes Bild. Auf Querschnitten zeigt sich, daß die Gefäße ziemlich rasch an Lumen zunehmen, ein Maximum erreichen, um gegen das Leptom zu ebenso rasch wieder an Lumengröße zu verlieren (Fig. 15).

Der Grund dieses Verhaltens liegt wohl darin, daß die Blätter schon anfangs April über der Erde erscheinen, rasch emporwachsen, eine stattliche Größe erreichen und gewiß auch eine starke Transpiration besitzen, während der Fruchtstand erst gegen Ende Mai sich aus der Erde emporhebt und überhaupt eine langsame Entwicklung zeigt.

Die Zusammenfassung der Resultate dieses I. Teils findet sich am Schlusse der ganzen Arbeit.

II.

Über Gefäße, insbesondere primordiale.

§ 4. Orientierendes.

Was versteht man unter Primordialgefäßen? Unter Primordialgefäßen versteht man die Erstlinge des Gefäßteils, welche auch Vasalprimanen oder Protoxylem genannt werden. Es sind jene Elemente, die in den Prokambiumsträngen besonders früh aus dem meristematischen Zustande heraustreten. Solche Primordialgefäße kommen offenbar sowohl fortwachsenden Sproßachsen als auch Wurzeln zu.

Mit dem Ausdruck „primordiales Gefäß" ist aber wohl in unser aller Denken eine andere Vorstellung untrennbar verbunden. Wir denken dabei an Elemente, die auf Streckung eingerichtet sind, an ring- und schraubenförmig verdickte Tracheen oder Tracheiden. Denn wenn z. B. in der Markzone eines Stammes primordiale Gefäße besprochen werden, so verbinden wir damit strengstens die Vorstellung, daß es sich regelmäßig um Ring- und Spiralgefäße handle, und stillschweigend überträgt man diese Meinung auch auf die Wurzeln. So steht es in den Lehrbüchern, und so haben es die meisten von uns schildern

gehört. Inwiefern nun diese Schulmeinung einer Korrektur bedarf, dieser Frage gilt der Hauptteil der nachfolgenden Zeilen.

In seinen Untersuchungen über das Wachstum hat Sachs[1]) gezeigt, welch großer Unterschied makroskopisch zwischen dem Wachstum von Wurzeln und Sproßachsen besteht. Aus den bekannten Versuchen geht ziffernmäßig hervor, daß bei Sproßachsen die wachsende Region meistens viel länger ist als bei Wurzeln. Bei erstern ist sie gewöhnlich einige cm lang, oft aber auch bedeutend länger. So z. B. gibt Sachs dieselbe für *Cephalaria procera* auf 35 cm an, wobei sie sich über drei Internodien erstreckt. Für *Allium atropurpureum* gar auf 50 cm innerhalb eines Internodiums. In einer sich verlängernden Wurzel dagegen ist meistens nur eine kleine Strecke im Wachsen begriffen. So erstreckt sich bei den Wurzeln unserer Landpflanzen die wachsende Region nur über etwa ein cm von der Spitze ab. Nach Sachs erlischt bei der Keimwurzel von *Vicia Faba* das Wachstum schon in einer Entfernung von 10—11 mm vom Vegetationspunkt. Es kann aber die im Wachstum begriffene Strecke auch bloß 2—4 mm lang sein oder noch kürzer, während in den ganzen rückwärts liegenden Teilen die Zellen bereits ihre endgültige Größe erreicht haben.

Es ist klar, daß Sproßteile mit so großen Wachstumszonen, wie sie eben aufgeführt wurden, auch Gefäße besitzen werden. Welche Beschaffenheit werden wir nun zum voraus von Gefäßen, die in einer Zone so ausgedehnter Streckung auftreten, verlangen? Jedenfalls müssen es Gefäße sein, die, sollen sie ihre leitende Funktion erfüllen können, mit der Streckung des Gesamtorgans Schritt zu halten befähigt sind. Es müssen also Ring- oder Spiralgefäße sein. Die Spiralfasern, welche die alten Anatomen schon als ein so auffallendes aber unverstandenes Organ beschrieben, und von welchen noch Russow[2]) glaubte, daß man dieselben deshalb in rasch wachsenden, sich beträchtlich streckenden Teilen der Pflanze finde, weil in solchen von allen Gefäßarten die genannten sich am raschesten, mit dem geringsten Aufwand von Material, Kraft und Zeit bilden könnten, finden in diesem Umstande die einfachste Erklärung.

Die Forderung, daß, wenn in einer Zone bedeutender Streckung Gefäße vorhanden sind, diese einem Längenwachstum der umgebenden Gewebe angepaßt sein müssen, also ringförmige oder spiralige Verdickung besitzen müssen, gilt jedoch nicht nur für Sproßachsen, sondern für jeden in Streckung befindlichen Teil einer Pflanze, also auch für wachsende Rhizome und Wurzeln. Die Länge der im Wachstum befindlichen Strecke wird sich in der Streckung ihrer Erstlingsgefäße bemerkbar machen, wenn in dieser Zone überhaupt gefäßartige Elemente vorhanden sind. Ich habe oben betont, daß eine Sproßachse mit einer Streckungszone von 50 cm wohl nicht der Gefäße in

[1]) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. pag. 556.
[2]) Russow, Betrachtungen. pag. 21.

dieser Zone entbehren kann. Recht gut ist es aber denkbar, daß in einem Pflanzenteile mit einer geringen Streckungszone die vielleicht nur 1 oder 2 mm oder noch weniger ausmacht, auf die Bildung von Gefäßen innerhalb dieser Zone verzichtet werden kann. Es genügt der Pflanze in solchen Fällen, erst hinter dem in Streckung begriffenen Teile des wachsenden Organs, in einer Region, wo sämtliche Zellen bereits ihre endgültige Größe erreicht haben, Gefäße zu bilden. In solchen Organen werden sich alsdann auch keine gestreckten Gefäße finden, ja es brauchen überhaupt keine streckbaren Gefäße angelegt zu werden, da sie hier keinen Zwek zu erfüllen haben. Das alles geht theoretisch aus den oben angetönten Überlegungen hervor.

§ 5. Äußerungen älterer und neuerer Autoren.

Im Gegensatz zu der eben ausgesprochenen Anschauung sind jedoch die Autoren der neuern Lehrbücher der Botanik ziemlich allgemein geneigt, nicht nur den Stammorganen auf Streckung eingerichtete, aus Ring- und Spiraltracheen oder Tracheiden bestehende und auch Streckung zeigende primordiale Elemente zuzuschreiben, sondern auch den Wurzeln. So Pax[1]) in Prantls Lehrbuch der Botanik, wenn er sich folgendermaßen über das Xylem in radialen Strängen ausdrückt: „Die Ausbildung des Stranggewebes geht im Prokambiumstrang von den peripherischen Enden jener Xylembündel aus, wo sich wie auch sonst Ring- und Spiraltracheen befinden.“ Ferner Strasburger[2]) folgendermaßen: „Entsprechend ihrer umgekehrten Orientierung innerhalb der Wurzeln weisen die Vasalteile dort nicht an ihrem Innenrande, vielmehr an ihrem Außenrande Vasalprimanen auf“. Vasalprimanen aber sind nach der Definition Strasburgers[3]) „enge ring- und schraubenförmig verdickte Gefäßtracheiden, die auf Streckung eingerichtet sind.“ Ferner Frank[4]), wenn er sagt: „Überall sind die Ring- und Spiralgefäße die ersten Tracheen, welche im jungen Gefäßbündel entstehen“, und Zimmermann[5]) gibt ganz allgemein an, daß die zuerst gebildeten Tracheiden meist ringförmige, die sodann entstehenden spiralige Verdickungen besitzen; erst nach Vollendung des Längenwachstums des betreffenden Organs stellten sich auch netzförmige oder leistenförmige Verdikkungen ein.

Dagegen findet sich bei ältern Autoren, wenigstens andeutungsweise eine wesentlich andere Auffassung vertreten. Nä-

[1]) Pax, Prantls Lehrbuch der Botanik. pag. 98.
[2]) Strasburger, Lehrbuch. pag. 89.
[3]) Ebenda.
[4]) Frank, Lehrbuch der Bot. Bd. I. pag. 179.
[5]) Zimmermann, Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. pag. 137.

geli[1]) unterscheidet zuerst sich entwickelnde Gefäße (abrollbare), mit Spiral- oder Ringfasern und spätere (nicht abrollbare), mit Netzfasern oder Poren und fährt dann fort: „Mit Rücksicht auf diese Verschiedenheit der Gefäße ist namentlich hervorzuheben, daß in der Regel ein Organ, so lange es in die Länge wächst, nur abrollbare Gefäße bildet; daher unterirdische Teile, die sich wenig verlängern, zuweilen beinahe oder gar keine der erstern enthalten.“ Nägeli spricht also hier den Gedanken aus, daß unterirdische Teile von Pflanzen bei geringem Längenwachstum auf die Bildung streckungsfähiger Elemente verzichten.

Russow[2]), ganz allgemein von den Gefäßkryptogamen sprechend, ohne dabei auf Stamm, Blatt oder Wurzel Bezug zu nehmen, drückt sich also aus: „Die Protoxylemzellen sind entweder ring-, schrauben- oder leiterförmig verdickt.“ Nach ihm gibt es also auch Erstlingselemente, welche keine Ring- oder Spiralgefäße sind. De Bary[3]) endlich gibt folgende Darstellung für die Verhältnisse bei den Wurzeln. „Die erst gebildeten Gefäße, respektive Tracheiden, welche die Kanten einnehmen, sind immer eng. Die spätern, in zentripetaler Richtung folgenden werden plötzlich oder sukzessive weiter. Letztere sind immer Tüpfel- oder Netzgefäße (resp. Tracheiden); die engen peripherischen in der Regel auch Netz- oder Ringgefäße mit dicht und vorwiegend quergestellten Verdickungsfasern. Auf kurze Strecken hat übrigens auch in diesen nicht selten die Faser einfach spiraligen Verlauf. Weithin ablösbare enggewundene Spiralfasern kommen selten vor z. B. in den Wurzeln von *Tornelia fragrans*, *Cucurbitaceen*, *Anthriscus cerefolium*, *Phaseolus*, *Cycadeen*, *Coniferen*.“

Diese Äußerungen älterer Autoren haben in den neuern Lehrbüchern beinahe keine Berücksichtigung gefunden. Daß aber insbesondere Nägelis Erkenntnis eine richtige war, und daß die Größe der Streckungszone und der Bau der Gefäße sich in der Tat bedingen, wird aus den folgenden Ausführungen hervorgehen.

§ 6. Vorläufiger Vergleich zwischen oberirdischen Sprossen, Rhizomen und Wurzeln.

Längsschnitte durch Sprosse bieten das uns allen wohl bekannte Bild, welches sich in jedem Lehrbuche findet. Das Gefäßbündel beginnt innen mit Ring- oder Spiralgefäßen, dann folgen netz- oder leiterartig und porös verdickte Gefäßformen. Die größte Streckung zeigen die dem Zentrum zunächst liegenden Gefäße. Hier sind die Ringe am weitesten auseinandergerückt, die Spiralen am steilsten geworden. So können Ringe einen Abstand bis zu 80 μ zeigen und die Spiralen können von

[1]) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftl. Botanik. Heft I. pag. 6, 7.
[2]) Russow, Vergleichende Untersuchungen. pag. 163.
[3]) de Bary, Anatomie. pag. 366.

der Gefäßwand losgelöst zu einer beinahe geraden Linie ausgezogen sein, oder man findet dieselben sogar zerrissen. Verfolgen wir ein Ring- oder Spiralgefäß gegen den Vegetationspunkt hin, so finden wir, daß die Ringe immer näher zusammenrücken, daß die Spiralen immer flacher werden. Ganz vorn ist der Abstand der Ringe und Spiralen sehr gering, so daß die Ringe und Spiralen buchstäblich aneinander liegen. In jeder Zone, die rückwärts liegt, hatten die Gefäße einst dieselbe Beschaffenheit, welche alsdann durch die nachfolgende Streckung sämtlicher Elemente in das uns bereits bekannte Bild überging. Entsprechend der Ausdehnung des Längenwachstums über eine große Strecke erleiden hier die Erstlingsgefäße eine große Streckung, welche für Ringgefäße z. B. mehr als den 50fachen Betrag des ursprünglichen Abstandes zweier Ringe erreichen kann.

Anders sind die Verhältnisse in den Wurzeln unserer Landpflanzen. Sogleich fällt uns der Unterschied ins Auge, welchen ein Längsschnitt durch eine Wurzel im Vergleiche mit demjenigen durch einen Sproß darbietet. Auf ersterm sehen wir in den meisten Fällen nichts, was wir den gestreckten Ring- und Spiralgefäßen des letztern an die Seite stellen könnten. Ich habe eine ziemlich große Anzahl von Wurzeln untersucht, aber nirgends an Gefäßen eine Streckung beobachtet, die jener in Sproßachsen sehr gewöhnlichen gleich käme. Bedeutend gestreckte Gefäße habe ich nur zweimal gefunden, nämlich in einer Wurzel von *Fumaria officinalis* und in einer solchen von *Iris* spec. Was an Längsschnitten durch Wurzeln besonders auffällt, sind einmal die fast ausschließlich sekundären Gefäßformen, welche ein solcher zeigt. Wo sich echte Ring- und Spiralgefäße finden, besitzen die Ringe meistens einen so geringen Abstand, die Spiralen einen so flachen Umgang, daß von einer Streckung kaum die Rede sein kann. Ja, wenn wir ein solches Gefäß bis in seinen jüngsten Teil verfolgen, finden wir zumeist, daß wohl gar keine Streckung stattgefunden hat, indem die Ringe und Spiralen schon ursprünglich in einem kleinen Abstande angelegt wurden. Letztern Umstand erwähnt bereits Hugo v. Mohl[1]) für die Gefäße der Wurzeln von *Commelina tuberosa*.

Das eben geschilderte, ziemlich allgemein gleiche Verhalten der Erdwurzeln kann uns eigentlich nicht befremdlich vorkommen, da wir ja bereits wissen, wie gering die Streckungszone der Wurzeln ist. Sie beginnen mit der Gefäßbildung in einer Zone, wo das Längenwachstum bereits aufgehört hat oder bereits so gering ist, daß es auf die in Bildung befindlichen Gefäße keinen großen Einfluß mehr ausübt.

In den Wurzeln einer Anzahl von Pflanzen habe ich jedoch gar keine Ring- und Spiralgefäße finden können, trotz einer sehr sorgfältigen Präparation, so daß es scheint, es verzichten diese Wurzeln überhaupt auf die Bildung streckbarer Gefäße. Es ist

[1]) v. Mohl, Vermischte Schriften bot. Inhaltes. pag. 292.

das auch nicht besonders auffallend, da es sich dabei durchwegs um Wurzeln mit einer sehr geringen Streckungszone handelt. Denn, wenn, wie oben gezeigt wurde, eine bedeutende Streckung meist überhaupt nicht stattfindet und in vielen Fällen, wo noch streckbare Gefäße vorhanden sind, diese unverlängert bleiben, weil die Zuwachszone vor ihnen liegt, so ist kein weiter Schritt mehr bis zur vollständigen Unterdrückung von Gefäßformen, die hier durch keine physiologische Rücksicht mehr gefordert werden.

Wie werden sich nun die Rhizome in dieser Beziehung verhalten? Die Rhizome nehmen in ihrer Erscheinung eine Mittelstufe zwischen Stamm und Wurzeln ein. An erstern erinnert z. B. die zentrifugale Gefäßfolge, an letztere die Neigung zu zentraler Lagerung der leitenden Elemente, das Auftreten einer Schutzscheide. Im ganzen aber stehen sie dem Stamme näher. Ich habe nun durch die Rhizome von *Majanthemum bifolium* Desf., *Convallaria majalis* L., *Polygonatum multiflorum* All., *Paris quadrifolia* L. und *Mercurialis perennis* L. Längsschnitte angefertigt und bei sämtlichen gestreckte Ring und Spiralgefäße gefunden. In der folgenden Tabelle finden sich die diesbezüglichen Messungen zusammengestellt. Zum Vergleiche wurden die Messungen für die gestreckten Gefäße des Stengels daneben gesetzt. Bei Ringgefäßen wurden die Abstände zweier Ringe gemessen, bei Spiralgefäßen die Abstände zweier senkrecht übereinander liegender Punkte eines Schraubenganges.

Spezies.	Rhizom.	Oberirdischer Stengel.
Convallaria majalis	bis 23 μ	20—28 μ
Polygonatum multiflorum	bis 19 „	27 „
Majanthemum bifolium	11 „	21 „
Paris quadrifolia	bis 21 „	20—28 „
Mercurialis perennis	bis 20 „	bis 28. „

Über die Größe der Streckungszone bei Rhizomen habe ich keine Angaben gefunden. Aus der Größe der Streckung jedoch, welche die Gefäße derselben zeigen, läßt sich der Schluß ziehen, daß diese Zone sich für Rhizome doch ganz anders verhält als für Wurzeln. Vor allem scheint mir darauf Gewicht gelegt werden zu müssen, daß die Streckungszone bei den Wurzeln mehr apikal gelagert ist, während bei Sprossen und besonders bei Rhizomen eine Streckung auch noch durch interkalares Wachstum möglich und sicher häufig ist. Aus obiger Zusammenstellung ergibt sich, daß in den darauf untersuchten Spezies die Streckung der Gefäße im Rhizome in keinem Falle einen gleich großen Betrag wie in den oberirdischen Sproßachsen der gleichnamigen Pflanzen erreicht. Dennoch ist es sehr wohl denkbar, daß gelegentlich die Gefäße eines Rhizoms eine größere Streckung aufweisen können als Gefäße des zugehörigen Stammes.

§ 7. Struktur der ersten trachealen Elemente und Länge der gefäßlosen Zone bei Wurzeln verschiedener Pflanzengruppen.

Ich habe oben bereits erwähnt, daß ich bei meinen Untersuchungen auf Pflanzen gestoßen bin, deren Wurzeln auf die Bildung streckungsfähiger Gefäße Verzicht zu leisten scheinen. Hier nun möchte ich mich mit einigen dieser Vorkommnisse etwas näher beschäftigen. Die Wurzeln dieser Pflanzen sowie alle übrigen hier zur Untersuchung benutzten, stammen, wo dies nicht ausdrücklich anders angegeben ist, von ihren natürlichen Standorten, und zwar wurden dieselben, mit Ausnahme der Wurzeln von *Neottia* und *Anagallis*, die im Mai ausgehoben wurden, im September und Oktober gesammelt. Zum vorneherein muß ich auf die Schwierigkeiten aufmerksam machen, mit welchen die Beobachtung in den meisten Fällen verbunden ist. Einmal ist es schon nicht leicht, immer genügend Material von Wurzelspitzen sich zu verschaffen. Eine zweite Schwierigkeit bietet oft die Herstellung eines brauchbaren Präparates, von dem man wirklich sagen kann, daß alles, was zum Gefäßstrang gehört, da ist und nichts durch das Präparieren verloren ging. Die größte Schwierigkeit liegt aber darin, die wirkliche Struktur der jüngsten Teile eines Gefäßes, die meistens erst in einem Bildungszustande sich befinden, genau zu erkennen. Dieses ist bei der öfters nur andeutungsweise hervortretenden Skulptur der Verdickungen und den nichts weniger als günstigen Lichtbrechungsverhältnissen, auch mit Zuhülfenahme stärkerer Vergrößerungen oftmals geradezu unmöglich. So ist es in manchen Fällen nicht leicht, zu entscheiden, ob ein Gefäß zart netzförmig verdickt ist, oder ob zwei Spiralen, die sich kreuzen, vorhanden sind. All das möchte ich zur Orientierung hier anführen; ich beobachtete mit größter Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit, aber die Schwierigkeit des Gegenstandes läßt dennoch in einigen Fällen die Ergebnisse etwas unsicher erscheinen. In vielen, ja den meisten Fällen glaube ich jedoch für die Sicherheit des Tatbestandes eintreten zu können. Ich lasse nun die anatomische Schilderung der Verhältnisse, welche einige solcher Wurzeln zeigen, folgen.

Majanthemum bifolium Desf. Die Strecke von der Vegetationsspitze der Wurzel bis zum Auftreten der ersten Gefäße beträgt 0,42 mm. Sämtliche zu vorderst gegen die Spitze auftretenden, also jüngsten Elemente, zeigen eine netzförmig-poröse Struktur (Fig. 27) und besitzen die Gestalt kurzer Tracheiden.

Polygonatum verticillatum All. Die Länge der Strecke zwischen Vegetationsscheitel und ersten Gefäßen schwankt zwischen 0,27 und 1,1 mm. Auch variieren die einzelnen Wurzeln etwas bezüglich der Struktur der Gefäße. In zwei Wurzeln fand ich nur Gefäße von porös-netzförmiger Struktur, wie sie in der Zeichnung (Fig. 40) dargestellt ist. In andern Wurzeln fand ich ähnliche Elemente von weniger porös-netzartigem Charakter, sondern mit Verdickungen, die eher einem engen Spiralgefäße

mit zahlreichen Anastomosen gleich sehen. Im allgemeinen ist noch zu bemerken, daß, je kleiner der Betrag der gefäßlosen Zone ist, desto typischere netzförmig-poröse Verdickungen in den ersten Gefäßen sich einstellen.

Convallaria majalis L. Die Länge der gefäßlosen Zone beträgt 0,3 mm. Die Verdickungen in den zuerst unterscheidbaren Elementen sind ausgeprägt netzig-poröser Natur.

Epipactis latifolia All. Die Wurzeln dieser Art sind tiefgründig 30—50 cm lang. Die ersten bemerkbaren Elemente sind Tracheiden in gehäufter Anordnung, von ziemlicher Lumenweite, mit großen porösen Stellen (Fig. 23). Solche Poren treten öfters hart nebeneinander auf und rufen alsdann das Bild einer netzförmigen Verdickung hervor. Diese und ähnliche Verdickungen beweisen, daß ein solches Gefäß resp. Tracheide zu keiner Zeit streckungsfähig war.

Neottia nidus avis Rich. Die kurzen gedrungenen Wurzeln besitzen eine relativ große gefäßfreie Zone. Dieselbe beträgt etwa 1,8 mm. Als jüngste Elemente erscheinen zahlreiche Tracheiden, von denen ein Teil porös, ein anderer, wie die Zeichnung zeigt (Fig. 22), mehr leiterförmig verdickt ist. Öfters finden sich auch einige Queranastomosen, aber jedenfalls macht die Verdickungsweise immer den Eindruck, daß eine Streckung ausgeschlossen ist.

Viburnum Lantana L. Die Länge der gefäßlosen Zone beträgt 0,35 mm. Die letzten Endigungen der tracheidenartigen Elemente (Fig. 30) sind teils porös-netzförmig, teils ganz zart netzförmig verdickt.

Ligustrum vulgare L. Die beigegebene Zeichnung (Fig. 39) zeigt zwei Gefäße aus einer Wurzelspitze. Die gefäßlose Zone mißt 0,4 mm. Bei dem einen der Gefäße ist die Verdickung ausgeprägt porös (39 b). Das andere zeigt nur stellenweise eine deutlich hervortretende, ganz zarte, wie hingehaucht erscheinende netzförmige Skulptur, die in der Zeichnung (Fig. 39 a) möglichst genau wiederzugeben versucht wurde.

Vinca minor L. Länge der gefäßlosen Zone 0,19 mm. Die jüngsten tracheidenartigen Elemente (Fig. 25, 26) in den Spitzen der Wurzeln zeigen ausgeprägt porös-netzförmige Verdickungen. Die Skulptur ist bald etwas gröber, bald etwas zarter.

Anagallis arvensis L. In einer Wurzelspitze dieser Pflanze habe ich eigentümliche Verhältnisse gefunden. Leider hatte ich zur Zeit, wo ich diese Untersuchungen anstellte, nur mehr eine einzige Wurzelspitze zu meiner Verfügung, so daß ich nicht sagen kann, ob die beobachteten Tatsachen wirklich das gewöhnliche Verhalten kennzeichnen.

Die Länge der gefäßlosen Zone beträgt 0,39 mm. Es sind dann zwei Elemente (Fig. 28, 29) in fast gleicher Entfernung von der Spitze sichtbar, welche mäßig dicke Wände besitzen, eine ziemliche Längenausdehnung aufweisen und unregelmäßig mit rundlichen Poren versehen sind. Besonders fällt auf, daß einzelne

Strecken des einen Elementes fast gar keine Poren zeigen, andere wieder sehr zahlreiche. Diesen beiden Elementen schließen sich noch zwei weitere an, und diese vier durchziehen das Wurzelstück, dessen Länge 6,5 mm beträgt seiner ganzen Ausdehnung nach. Die Struktur macht stellenweise einen etwas veränderten Eindruck, indem durch reichlicheres Auftreten poröser Stellen das Bild einer netzförmigen Verdickung hervorgerufen wird. Dann folgen wieder Stellen mit spärlicher verteilten Poren. Öfters sind schief liegende Endigungen der sich aneinander legenden Elemente zu beobachten. Ab und zu schließt sich dem Strange ein weiteres Element von ähnlicher oder etwas mehr netzförmiger Struktur an, das eine Zeitlang mitläuft und dann wieder endigt.

Vicia sepium L. Die Wurzeln besitzen in ihrer Spitze netzförmig verdickte Gefäße (Fig. 41). Daneben finden sich etwas weitlumigere mit poröser Verdickung.

Fraxinus excelsior L. Die Länge der gefäßlosen Zone beträgt nur 0,18 mm. Die Struktur der Gefäße ist durchgehends porös-netzförmig.

Lysimachia nemorum L. Gefäßlose Zone 0,2—0,3 mm. Die Gefäße sind sehr englumig. Die Struktur ist netzförmig, bald sehr zart, bald wieder etwas deutlicher hervortretend.

Abies excelsa D. C. Hier begegnen uns zweierlei Wurzeln, kurze, dünne (Fig. 36, 42), und längere, viel dickere (Fig. 35). Die erstern zeigen im Mittel eine gefäßlose Zone von 0,7 bis 1 mm Länge und besitzen einen Strang von Elementen im Zentrum, die mit deutlichen Hoftüpfeln versehen sind (Fig. 42). Dieselben sind öfters so dicht angeordnet, daß beim Beobachter das Bild einer netzförmigen Struktur hervorgerufen wird. Die größern Wurzeln besitzen eine längere gefäßlose Zone, die bis 2,8 mm betragen hann. Die Struktur der in denselben zuerst unterscheidbaren Elemente ist unregelmäßig. Es finden sich Partien, die einem verzerrten Spiralbande gleichen, dann wieder verbogene Ringe mit Anastomosen. Bei einer mittleren Einstellung glaubt man eine netzförmige Struktur zu sehen. Eine Streckung ist aber auch bei diesen Elementen weiter rückwärts nicht zu erkennen.

Aspidium filix mas Sw. Hier fanden sich ebenfalls zweierlei Wurzeln an einem und demselben Exemplare. Die einen derselben mit einer gefäßlosen Zone von 0,4 mm, zeigen als jüngste Elemente kurze dicke Tracheiden mit porösen Stellen. Die andern längern Wurzeln, welche die ersten Gefäße erst 1,1 mm hinter dem Vegetationspunkte aufweisen, zeigen viel längere und weniger großlumige Tracheiden, welche, soweit es mir zu erkennen möglich war, eine zart netzförmige Verdickung besitzen. (Fig. 43. 44).

Equisetum spec. Die gefäßlose Zone beträgt 0,2 mm. In einer Wurzel wurden als äußerste Endigungen eines Tracheidenstranges zwei porös verdickte Tracheiden aufs deutlichste beob-

achtet (Fig. 21). Russow[1]) gibt für die Wurzeln der *Equiseten* Spiralgefäße an, und in einem andern Falle glaube ich auch so etwas bemerkt zu haben.

Unter den aufgezählten Pflanzen finden sich Vertreter der sämtlichen großen Abteilungen der Gefäßpflanzen. Die Erscheinung, daß es Wurzeln gibt, welche auf die Bildung streckungsfähiger Gefäße Verzicht leisten, ist demnach nicht bloß auf gewisse engere Kreise beschränkt, sondern allgemeinerer Natur. Auffallend ist besonders die geringe Größe der Streckungszone bei allen diesen Wurzeln. Ich habe dieselbe zwar nirgends direkt festgestellt, allein sie dürfte so ziemlich mit der gefäßlosen Zone zusammenfallen, oder wenigstens den Betrag der letztern nicht übersteigen, da in einer Region, wo Gefäße auftreten, die nicht streckungsfähig sind, unter gewöhnlichen Umständen keine Streckung mehr stattfindet.

Die geringe Ausdehnung der in Streckung begriffenen Zone bei Wurzeln und das Fehlen in Streckung eintretender Gefäße kann noch zu andern ungewohnten Erscheinungen führen. So fand ich in Wurzelspitzen von *Ligustrum vulgare* vereintläufig mit den Erstlingsgefäßen und dieselben bis beinahe zu ihrer letzten Endigung begleitend, behöftporige Elemente mit runden Höfen und schiefgestellten Spalten (Fig. 32). Im Querschnitt treten dieselben nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure deutlich hervor und zeichnen sich vor den Gefäßen durch Dickwandigkeit und kleines Lumen aus. Ähnliche Elemente wurden unter denselben Verhältnissen auch bei *Viburnum Lantana* beobachtet. Doch waren hier die Tüpfel unbehöft. So können also da, wo keine Streckung von Gefäßen vorkommt, zugleich mit den Erstlingen des Hadroms Elemente auftreten, die sonst erst weiter rückwärts sich finden.

§ 8. Anatomisch-physiologisches über die Erdwurzeln.

Nachdem wir festgestellt haben, daß die Wurzeln unserer Landpflanzen in ihren Gefäßen meistens keine Streckungen von Bedeutung zeigen, ja auf die Anlage streckbarer Gefäße ganz verzichten können, drängen sich von selbst zwei Fragen auf. Mit welchen Verhältnissen hängt es 1. zusammen, daß die Wurzel eine so kurze Streckungszone besitzt, infolgedessen sie keine stark gestreckten Gefäße aufweist, ja oft nicht einmal streckungsfähige Gefäße anlegt, und ist es 2. für die Wurzel vielleicht von physiologischer Bedeutung, möglichst dicht hinter ihrer Wachstumszone bereits Gefäße mit sogenannten sekundären Verdickungsformen zu besitzen? Machen wir uns einmal die Bedingungen klar, unter welchen die Wurzeln unserer Landpflanzen wachsen. Es ist klar, daß diese ganz andere sind als für Sproßachsen. Zuerst ist zu betonen, daß, worauf Sachs in zwar etwas zu schroffer Weise aufmerksam gemacht hat, der Aus-

[1]) Russow, Vergleichende Untersuchungen. pag. 147.

druck Spitzenwachstum nicht allzu buchstäblich aufzufassen ist, denn nicht die äußerste Spitze der Wurzel wächst, sondern die hinter ihr liegende Zone. Die Spitze der Wurzel verhält sich passiv und wird von der rückwärts liegenden Querzone vorwärts geschoben. Bei Sproßteilen, die im Längenwachstum begriffen sind, ist es ähnlich. Hier wird nun die Verschiebung der Knospe durch eine rückwärts liegende Querzone ohne Schwierigkeit vor sich gehen können, weil keine Art von Widerstand dabei zu überwinden ist. Anders aber liegen die Verhältnisse bei Wurzeln, die in festes Erdreich eindringen müssen. Hier ist, wie Sachs[1]) ausführt, die Länge des wachsenden Stückes auffallend kurz, 2—10 mm lang, was aber durchaus zweckmäßig erscheint, wenn es sich darum handelt, die Wurzelspitze im festen Erdreich vorwärts zu stoßen. „Die Wurzel verhält sich in dieser Beziehung wie ein Nagel, der durch Hammerschläge in festes Holz eingetrieben wird.“ Weil also die Wachstumszone von so geringer Ausdehnung ist, erstreckt sich dieselbe meist nicht mehr über jene Zone rückwärts von ihr, wo Gefäße gebildet werden. Letztere stehen alsdann nicht mehr unter dem Einflusse der wachsenden Zone, und es erleiden etwa andere streckbare Gefäße keine oder nur eine unbedeutende Streckung. Damit hängt es auch zusammen, daß Ring- und Spiralgefäße ganz fehlen können, denn wenn keine Streckung vor sich geht, ist es von diesem Gesichtspunkte aus gleichgültig, ob Elemente vorhanden sind, die einer eventuellen Streckung fähig sind, oder ob sie durch solche ersetzt sind, welche keine Streckung zulassen. Die letztern Elemente können jedoch der Wurzel vielleicht in anderer Beziehung nützlicher sein als die erstern.

Es ist also Tatsache, daß in festem Erdreich wachsende Wurzeln auf Widerstand stoßen. Eine Beseitigung des mechanischen Widerstandes ist aber erst möglich, wenn die Wurzelenergie dem von außen entgegenstehenden Drucke nicht nur gleich kommt, sondern größer geworden ist. So lange dies nicht der Fall ist, müssen Wurzelspitze und Wachstumszone durch den Rückstoß, welchen sie infolge des Widerstandes der festen Erdteile erleiden, auf jene Teile, welche weiter rückwärts liegen, und zum Teil schon durch Wurzelhaare verankert sind, einen Druck ausüben. Es kann das gar nicht anders sein, so daß also auf ältere Teile ein longitudinaler Druck ausgeübt wird.

Nun finden sich als Erstlingselemente fast niemals bedeutend gestreckte Ring- und Spiralgefäße, sondern Elemente, entweder mit flachen, zuweilen anastomosierenden Spiralen und genäherten Ringen oder solche mit netzartigen und porösen Verdickungen. Das dürfte vielleicht so zu deuten sein, daß Gefäße von der letzterwähnten Beschaffenheit einem longitudinalen Drucke einen größern Widerstand entgegenzusetzen vermögen, als Ring- und Spiralgefäße, zumal wenn dieselben etwa noch eine größere Streckung zeigen würden. Dazu kommt noch folgendes.

[1]) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. pag. 558.

Die Überwindung der Widerstände, auf welche die Wurzelspitze stößt, macht oft einen relativ großen Kraftaufwand notwendig, welchem eine entsprechend bedeutende Arbeitsleistung entspricht. So ist die Querschnittsfläche der Wurzel von *Faba* nach Pfeffer[1]) imstande, noch einen Widerstand von 250 g zu bewältigen. Der Widerstand nun, auf welchen die Wurzel stößt, bewirkt, daß die Verlängerung der Wurzel so lange stille steht, bis dieselbe eine dem Widerstande nicht nur gleiche, sondern noch etwas größere Energie nach außen entwickelt hat. Diese Energie ist zum größten Teil durch den Turgor gegeben, aber eine gewisse Summe lebendiger Kraft dürfte auch in den unter longitudinalem Drucke stehenden Gefäßen geboten sein, die vermöge ihrer Elastizität das Bestreben haben, sich wieder auszudehnen. Der longitudinale Druck auf eine bestimmte Stelle hält so lange an, bis durch die positive Kraft des Wachstums, den Turgor und durch die Energie der Gefäße, welche sich wieder auszudehnen streben, der Widerstand, welcher der Wurzelspitze entgegensteht, überwunden wird. Man kann sich wohl mit Recht sagen, daß ein Gefäß mit netzförmigen Verdickungen oder mit anastomosierenden Spiralen einerseits gegen longitudinalen Druck doch noch etwas nachgiebig sein würde, anderseits mit größerer Kraft wieder seine frühere Lage einzunehmen bestrebt wäre, als ein Gefäß mit rein spiraligen Verdickungen. Ringgefäße sind wohl am wenigstens geeignet, da sie außer bei sehr dichter Anordnung der Ringe dem longitudinalen Drucke gar keinen Widerstand leisten würden.

Die eigenartige Beschaffenheit der Erstlingsgefäße in vielen Wurzeln, insbesondere das Auftreten ausgesprochen poröser Formen in manchen derselben, könnte möglicherweise auch die Bedeutung einer Schutzvorrichtung gegenüber dem hydrostatischen Drucke besitzen. Nirgends in der ganzen Pflanze übt das Wasser einen so großen und beinahe steten Druck aus, als gerade in den Wurzelorganen. Wie Peffer[2]) gefunden hat, vermögen Wurzeln von *Faba* und *Mays* noch Widerstände von 8—10 Atmosphären durch ihre Druckintensität zu überwinden (Turgor). Dieser Druck muß sich gewiß auch den Leitungsbahnen im Innern gegenüber bemerkbar machen. Deshalb wäre es möglich, daß die gedachten Verdickungsformen als mechanisches Schutzmittel gegen ein radiales Zusammenpressen der Gefäße funktionieren würden.

§ 9. Die Bezeichnung „primordiales Gefäß“ ist kein anatomischer oder anatomisch-physiologischer, sondern ein rein zeitlicher Begriff.

Wie wir eingangs gehört haben, versteht man unter Primordialgefäßen Erstlinge des Hadromteiles, Vasalprimanen oder auch Protoxylem genannt, bisher allgemein ring- oder schrauben-

[1]) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen wachsender Pflanzen. pag. 96.
[2]) Ebenda.

förmig verdickte Gefäße oder Tracheiden, welche auf Streckung eingerichtet sind. Der Begriff ist uns ein anatomischer geworden, insofern wir uns unter Primordialgefäßen ring- und schraubenförmig verdickte Elemente denken; er ist aber auch ein anatomisch-physiologischer geworden, weil jetzt mit dem Ausdrucke Primordialgefäß immer auch die Vorstellung einer Streckungsfähigkeit verbunden wird.

Da aber in den oben erwähnten Wurzeln gewisser Pflanzen die zuerst auftretenden Elemente weder schraubenlinige noch ringförmige Verdickungen zeigen und eine Streckbarkeit derselben ganz und gar ausgeschlossen ist, so kann der Begriff „Primordialgefäß“ in Zukunft weder anatomisch noch anatomisch-physiologisch gefaßt werden. Er hat nur mehr eine rein zeitliche oder temporäre Bedeutung; es sind einfach die zuerst auftretenden Gefäße. Entweder muß der Ausdruck „primordiales Gefäß“ im angegebenen Sinne eingeschränkt werden, oder man muß betonen, daß den Wurzeln einer vielleicht erheblichen Anzahl von Pflanzen primordiale Gefäße im frühern Sinne fehlen.

§ 10. Entwicklungsgeschichtliches.

Bei meinen Untersuchungen über die Beschaffenheit der Erstlingsgefäße in Wurzeln bin ich auf folgende Erscheinung gestoßen. Ich fand nämlich, daß in einigen Fällen ein und dasselbe Gefäß in seinem Verlaufe eine verschiedene Struktur zeigt. Ich will die mir bekannt gewordenen Vorkommnisse kurz anführen.

Für die Wurzeln von *Veronica Anagallis* L. wurde folgendes festgestellt. In dem der Vegetationsspitze zunächst liegenden Teile der Gefäße zeigen sich Ring- und Spiralverdickungen. Eine netzförmige Struktur konnte daselbst nicht wahrgenommen werden. Weiter rückwärts zeigten die nämlichen Gefäße ausgeprägt netzförmige Verdickungen (Fig. 33). Ferner sind im gleichen Gefäße die Abstände der einzelnen Ringe beziehungsweise Spiralen vorne größer als rückwärts, es zeigt sich also gerade das umgekehrte von dem, was man eigentlich erwarten sollte. Letztere Erscheinung beruht wohl darauf, daß nachträglich Verdickungselemente in Gestalt von Ringen und Spiralen angelegt und eingeschaltet werden. Auf einen solchen Vorgang lassen auch die Beobachtungen schließen. Es wurde nämlich in einem Gefäße vorn eine spiralige Verdickung beobachtet mit relativ steilem Umgang. Etwas weiter rückwärts tritt eine zweite Spirale auf, die mit der ersten parallel läuft, die Mitte haltend zwischen den Fasern der erstern.

Die Wurzeln von *Ranunculus nemorosus* D. C. besitzen eine gefäßlose Zone von 0,5 mm. Die Gefäße zeigen in ihrer äußersten Endigung spiralige oder ringförmige Verdickungen mit einzelnen Anastomosen. Schon 0,5 mm weiter rückwärts zeigt dasselbe Gefäß zahlreiche Anastomosen, und zugleich haben die Verdickungen auch eine größere Flächenausdehnung erlangt. 0,8 mm

weiter rückwärts ist die Struktur bereits typisch netzförmig-porös geworden (Fig. 34).

Auch in Wurzeln von *Ligustrum vulgare* glaube ich etwas Ähnliches beobachtet zu haben, jedoch mit dem Unterschiede, daß die Struktur in dem Teile des Gefäßes, welcher der Vegetationsspitze am nächsten liegt, bereits netzförmig erschien, doch nur ganz zart, und dann allmählich nach rückwärts in eine starke netzförmig-poröse Verdickung überging.

Es ist nun sicher, daß im allgemeinen jeder rückwärts liegende Teil eines solchen Gefäßes sich auch einmal in jenem Zustande befunden hat, in welchem sein vorderster jüngster Teil sich befindet. Beim Vorrücken der Vegetationsspitze werden die Gefäße dann allmählich in den endgültigen Zustand übergeführt. Wie läßt sich aber dieser Vorgang verstehen, da wir doch gewohnt sind, Gefäße, welchen die Funktion der Wasserleitung obliegt, als tote Elemente zu betrachten? Es ist fürs erste möglich, daß die Gefäße ihren lebendigen Inhalt bis zu ihrer fertigen Ausbildung behalten, da sich dieser unfertige Zustand doch nicht über eine allzugroße Partie erstrecken würde. Auch Lange[1]) gibt an, daß zwar in den meisten Fällen der lebendige Inhalt aus den Trachealelementen schnell verschwindet, aber doch erst nach Beendigung ihrer Ausbildung. Oder man könnte, wenn man dem lebendigen Inhalte der Gefäße nicht ein so langes Verbleiben zuschreiben will, vielleicht auch daran denken, daß durch eine Substanzeinwanderung aus den umgebenden Zellen des Parenchyms in die Gefäßmembran die Struktur der letztern sich verändern könnte. Einen ähnlichen Gedanken hat Nathansohn[2]) ausgesprochen für die Längenzunahme der Membranen in Ring- und Spiralgefäßen, die eine Streckung erleiden.

Hugo v. Mohl[3]) sagt in seiner Untersuchung über den Bau der Ringgefäße, daß Ringgefäße, Spiralgefäße und netzförmige Gefäße drei verschiedene, aufs nächste miteinander verwandte und vielfach ineinander übergehende Formen sind, daß sie aber nicht als zeitliche Metamorphosenstufen desselben Gefäßschlauches betrachtet werden dürfen. Da die betreffende Arbeit sich vorzugsweise gegen Schleiden richtet, welcher behauptet hatte, daß die Ringgefäße aus Spiralgefäßen hervorgehen, indem Teile von Spiralen miteinander verwachsen und dazwischen liegende Stücke resorbiert würden, so hat v. Mohl in erster Linie sagen wollen, daß niemals aus Netzgefäßen Spiral- oder Ringgefäße und auch niemals aus Spiralgefäßen Ringgefäße entstehen. Bei meinen Beobachtungen würde es sich um eine Metamorphose in umgekehrter Reihenfolge handeln, indem aus Spiralgefäßen, die stellenweise anastomosieren,

[1]) Lange, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der verholzten Gefäße und Tracheiden. (Flora. Bd. 74. pag. 393.)

[2]) Nathansohn, Beiträge zur Kenntnis des Wachst. trachealer Elemente. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 32. pag. 671.)

[3]) v. Mohl, H., Vermischte Schriften. pag. 292.

allmählich Netzgefäße entstehen. In dieser Hinsicht wäre also auch der Ausspruch v. Mohls einzuschränken.

§ 11. Anatomisch-physiologisches über die Luftwurzeln.

Ich habe oben (§ 6), als von der geringen Streckungsgröße der Wurzeln die Rede war, ausdrücklich die Erdwurzeln unserer Landpflanzen im Auge gehabt, denn es gibt auch Wurzeln, die eine größere Streckungszone aufweisen. Es sind das gewisse Luftwurzeln tropischer Gewächse. Schon Sachs[1]) teilt einige Beobachtungen über solche Wurzeln mit, woraus hervorgeht, daß er die Länge der wachsenden Region unerwartet groß fand, selbst mehr als 10mal so groß als bei Erdwurzeln, so für *Monstera deliciosa* 30—70 mm, für *Philodendron Selloum* etwa 60 mm, für *Vitis velutina* über 100 mm. Den Gesamtzuwachs fand er nicht größer als bei den Erdwurzeln, was wohl damit zusammenhängt, das er bei niedrigen Temperaturen arbeitete und die Pflanzen selbst ein kümmerliches Gewächshausleben führten. Letzterer Umstand mag auch die Ursache sein, daß Sachs eine andere Eigentümlichkeit dieser Wurzeln nicht beobachten konnte. Schimper[2]) machte nämlich auf den Unterschied zwischen Haft- und Nährwurzeln aufmerksam und stellte dabei fest, daß im histologischen Bau der Haftwurzeln mechanische Elemente, namentlich zähe Fasern, vorherrschen, während die leitenden Elemente sehr zurücktreten. In den Nährwurzeln dagegen sind die leitenden Elemente stark und die mechanischen Elemente schwach entwickelt. Sachs kannte diesen Unterschied noch nicht. Er scheint nach Went in europäischen Gewächshäusern meist nicht sichtbar zu sein, und auch mir gelang es nicht, an Gewächshausexemplaren von *Monstera dilacerata*, mehreren *Anthurium*- und *Syngonium*-Arten, welche in ihrer tropischen Heimat beide Arten von Wurzeln ausbilden, so etwas zu bemerken.

Diese beiden Arten von Wurzeln unterscheiden sich nun ebenfalls ganz auffallend durch die Größe der Streckungszone. Dieselbe ist groß für Nährwurzeln, gering für Haftwurzeln Went[3]) hat in Buitenzorg in Ergänzung der oben mitgeteilten Versuche von Sachs diesbezügliche Messungen angestellt. Er fand z. B. bei der Nährwurzel von *Philodendron melanochrysum* für die Streckungszone den Betrag von 40 mm, bei der Haftwurzel der nämlichen Pflanze als Gesamtlänge der wachsenden Zone 11 mm, bei der Haftwurzel von *Philodendron lacerum* eine Streckungszone von 6 mm. Es ließ sich zum vornherein denken, daß die verschiedene Größe der Wachstumszone bei verschiedenen Luftwurzeln auch in der anato-

[1]) Sachs, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. pag. 872, 873.
[2]) Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas.
[3]) Went, Über Haft- und Nährwurzeln. pag. 18.

mischen Struktur der Gefäße ihren Ausdruck finden würde. Ich habe nun eine Anzahl von Luftwurzeln verschiedener Arten daraufhin untersucht und meine Voraussetzung bestätigt gefunden. Im nachstehenden folgen einige Angaben über die beobachteten Verhältnisse.

Bei *Vanilla planifolia*, einer *Orchidacee* des östlichen Mexikos, entspringt an den Knoten des Stammes je eine Luftwurzel. Längsschnitte durch die Spitze einer solchen zeigen die ersten Gefäße 1,6—1,8 mm hinter dem Vegetationspunkte. Es sind Ring- und Spiralgefäße, die aber hier noch außerordentlich flache Windungen zeigen, welche einander in ähnlicher Weise nahe gerückt sind wie in der Spitze eines Sprosses. Weiter nach rückwärts beginnen die Spiralen allmählich steiler zu werden, die Ringe auseinander zu rücken, doch sind die Abstände der Spiralen oder Ringe sehr unregelmäßig. Es betragen dieselben in einer Entfernung von 4 mm vom Vegetationspunkte bis 7 μ. Weiter rückwärts erscheint auf Längsschnitten ein anatomisches Bild (Fig. 38), welches ganz an ein Sproßstück erinnert, nur daß natürlich die Gefäßfolge eine umgekehrte ist. Es finden sich immer mehrere Ring- und Spiralgefäße, von welchen die äußersten eine starke, die folgenden eine nach dem Alter abnehmende Streckung zeigen. Die Abstände zweier Ringe betragen bis 42 μ.

Von *Monstera dilacerata*, einer *Aracee* des tropischen Amerika, wurden Nährwurzeln untersucht. Der Querschnitt weist durch die großen und reichlich vorhandenen Gefäße auf die Funktion dieser Wurzeln hin. Auf dem Längsschnitt erscheint wieder ein Bild, welches ganz und gar an irgend ein Stammorgan, das eine Streckung durchgemacht hat, erinnert. Es finden sich in jedem Gefäßbündel zwei bis vier Ring- und Spiralgefäße. Schon 8—9 mm hinter dem Vegetationsscheitel beträgt der Abstand zweier Ringe bis 21 μ. Weiter rückwärts wächst dieser Betrag auf mehr als das Doppelte (Fig. 37).

Stark gestreckte Ring- oder Spiralgefäße fand ich ferner in den Luftwurzeln von *Ficus barbata*, in den Nährwurzeln von *Anthurium angustinum*, *Anthurium undatum* und *Syngonium podophyllum*.

Es wäre nun von Interesse gewesen, auch Haftwurzeln anatomisch auf die Beschaffenheit und das Verhalten ihrer Gefäße zu untersuchen. Leider stand mir aber kein Material zur Verfügung, da, wie bereits bemerkt, der Unterschied zwischen Nähr- und Haftwurzeln in unsern Gewächshäusern nicht oder nicht stark genug hervortritt. Soviel aber läßt sich gleichwohl sagen: Die Haftwurzeln werden in den meisten Fällen zwar Ring- und Spiralgefäße besitzen, es werden dieselben jedoch eine weit geringere Streckung zeigen als die aus Nährwurzeln, entsprechend der kleinern Streckungszone, welche die Haftwurzeln besitzen. Es ist sogar möglich, daß Haftwurzeln in den extremsten Fällen ganz auf die Bildung von streckungsfähigen Gefäßen verzichten können, wenn ihre Streckungszone entsprechend kurz ist. Das

ist der Fall bei den Haft- oder Kletterwurzeln unseres einheimischen Efeu, von denen im folgenden noch die Rede ist.

Die Haftwurzeln von *Hedera helix* L., welche ich untersuchte, besaßen eine Länge von etwa 6 mm. Der Querschnitt zeigte 5 Gefäßstränge und in der Mitte den bekannten Baststrang. Auf Längsschnitten fällt vor allem die außerordentlich geringe Größe der gefäßlosen Zone ins Auge. Bereits 0,08 mm hinter der Vegetationsspitze treten Gefäße auf, und zwar besitzen sämtliche sekundäre Verdickungsformen, sodaß rückwärts von dieser Region eine Streckung nicht mehr stattfinden kann. Der zentrale Strang besteht aus mechanischen Zellen, die mitunter stumpfe Endigungen zeigen. Daran legen sich tracheidenähnliche Elemente mit ziemlich dicken Wänden und bald mehr netzförmigen, bald mehr porösen Verdickungen. Spiral- und Ringgefäße konnte ich keine auffinden.

Fragen wir jetzt nach der Ursache, welche das im Vergleiche zu den Wurzeln unserer Landpflanzen so abweichende Verhalten bestimmter Luftwurzeln bedingt, so ist wohl das Hauptgewicht auf die veränderten Lebensbedingungen zu legen. Wir haben gesehen, wie zweckmäßig es für Erdwurzeln ist, nur eine kleine streckungsfähige Zone zu besitzen, da sie besser und mit größerer Stoßkraft den Grund durchdringen können. Bei den in Frage stehenden Luftwurzeln dagegen sind die Bedingungen des Wachstums ganz ähnlich denjenigen, welche für Sprosse dargelegt wurden. Hier ist kein Widerstand zu überwinden; wie Zweige ragen diese Wurzeln frei in die Luft hinaus oder hängen von ihrem Entstehungsorte an niederwärts. Unter solchen Bedingungen wachsen die Luftwurzeln von *Vanilla* und anderer *Orchideen*, die Nährwurzeln von *Monstera-*, *Anthurium-* und *Podophyllum*-Arten. Längsschnitte durch dieselben zeigen, wie oben beschrieben wurde, in der Tat ein Bild, welches sehr an einen Sproß erinnert.

Doch liegen die Verhältnisse nicht bei allen Luftwurzeln so einfach, und es drängen sich überhaupt eine Anzahl Fragen auf, deren genaue Beantwortung wohl nicht an Pflanzen unserer Gewächshäuser möglich ist, sondern nur in der Heimat dieser Bürger der Tropen selbst.

Nicht alle Luftwurzeln zeigen nämlich eine große Streckungszone. Für die Haftwurzeln wurde dies von Went, wie bereits erwähnt, experimentell ermittelt. Bei Sachs[1]) findet sich folgende Bemerkung: „Daß bei den Luftwurzeln der *Aroideen* die wachsende Region aber auch viel kürzer sein kann, zeigten mir zwei Wurzeln von *Philodendron grandifolium*, wo ich sie nur 10—15 mm lang fand, also nicht viel länger als an der Hauptwurzel von *Faba*.“ Ferner untersuchte ich selbst eine Anzahl Luftwurzeln von *Vanda furva*, *Aerides odorata*, *Oncidium sphacelatum* und fand, daß ihre Gefäße keine bedeutende Streckung zeigen. Warum nun diese Erscheinung, da

[1]) Sachs, Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Bd. II. pag. 876.

es sich in allen Fällen nicht um Erdwurzeln, sondern um echte Luftwurzeln handelt? Bei den Haftwurzeln steht die geringe Streckungszone vielleicht im Zusammenhang mit der physiologischen (mechanischen) Funktion, welche diesen Wurzeln zukommt. Aus Abbildungen geht hervor, daß solche Wurzeln zwar ungleich länger sind als etwa die Klammerwurzeln unseres Efeu, allein im Vergleiche zu Nährwurzeln sind sie doch wieder kurz.

Anders liegen die Verhältnisse bei den mit einem Velamen radicum ausgestatteten Luftwurzeln. Hier übt das Vorhandensein eines starken Velamens einen Einfluß auf die Größe der Streckungszone aus. Man vergleiche nur die Abbildung eines Längsschnittes durch die Spitze einer Luftwurzel von *Oncidium sp.* bei de Bary[1]), und man wird zur Meinung hingeführt, daß eine bedeutende Streckung der primären Elemente des Gefäßbündels kaum erfolgen kann, weil sie durch den Tracheidenmantel des Velamens verhindert wird. Bei *Oncidium sphacelatum*, welches ich untersuchte, fand ich ein 8—10 Zelllagen mächtiges Velamen. Gestreckte Gefäße konnte ich auf Längsschnitten keine beobachten. Es waren zwar Spiralgefäße vorhanden, jedoch nur spärlich. Überhaupt ließen sich in allen von mir untersuchten diesbezüglichen Fällen Ring- oder Spiralgefäße auffinden, doch zeigten dieselben, sobald die Wurzel mit einem starken Velamen versehen war, eine nur ganz unbedeutende Streckuug. War das Velamen von nur geringer Entwicklung, so machte sich auch eine ausgiebigere Streckung der primären Elemente bemerkbar.

Daß die Nährwurzeln rasch wachsen und eine große Streckungszone besitzen, ist leicht verständlich, wenn wir die Lebensweise der betreffenden Pflanzen uns ins Gedächtnis rufen. So viel mir bekannt, handelt es sich vielfach um Organismen, welche wenigstens in ihrer Jugend Epiphyten sind. Sie leben auf Bäumen und senden von da ihre Nährwurzeln aus. Sie haben natürlich einen physiologischen Vorteil davon, daß diese möglichst schnell den Boden erreichen und ihrer Funktion zugeführt werden. In einigen Fällen werden diese Wurzeln später zu Stützwurzeln und übernehmen so neben der Funktion der Ernährung zugleich jene der Festigung als Traggerüste gleichwie Stämme. Sie machen alsdann auch ganz den Eindruck von Stammorganen, so daß es einem dieser Verhältnisse ungewohnten Beschauer schwer wird, in diesen Gebilden Wurzeln zu erkennen. Auch das anatomische Bild einer solchen Wurzel wäre wohl imstande, bei nur flüchtiger Betrachtung ein Stammorgan vorzutäuschen.

Ich habe eine junge Stützwurzel von *Ficus elastica*, für welche allerdings eine Differenzierung in Nähr- und Haftwurzeln nicht angegeben wird, anatomisch untersucht. Die Wurzel stammt aus dem botanischen Garten von Buitenzorg und besitzt einen

[1]) de Bary, Anatomie. pag. 237.

Durchmesser von 8 mm. Der Querschnitt zeigt ein Bild, welches auf den ersten Anblick ganz an einen Stammquerschnitt erinnert. Bei genauerm Zusehen bemerkt man jedoch in der Mitte die zentripetalen Reihen der primordialen Gefäße, welche eine sternförmige Figur bilden. Die Wurzel ist hexarch, und große Markstrahlen führen nach den sechs Hadromplatten. Auf radialen Längsschnitten erscheinen alsdann gestreckte Ring- und Spiralgefäße. Der Abstand zweier Ringe beträgt bis 22 μ. Diese Wurzeln hängen bekanntlich, ehe sie den Boden erreichen, wie lange Schnüre von den Ästen herab.

Für die Nährwurzeln im allgemeinen gibt Schimper[1]) an, daß sie, wenn die Erde erreicht ist, ihr Längenwachstum bald einstellen, daß aber kurz hinter ihrem Ende eine Anzahl Wurzeln hervorbrechen, die im Boden weiter wachsen. Es wäre interessant, zu untersuchen, wie nun diese Wurzeln zweiter Ordnung hinsichtlich der Gefäßbildung sich verhalten. Wahrscheinlich werden sie den typischen Erdwurzeln nahe stehen, da sie unter gleichen Lebensverhältnissen wie diese sich befinden. Daß es wirklich so sein dürfte, scheint mir aus folgender Beobachtung hervorzugehen. Ich untersuchte Luftwurzeln und zwar Nährwurzeln von *Anthurium regium*, die frei von der Pflanze herabhingen und den Boden noch nicht erreicht hatten. Ich fand Gefäße, welche eine recht bedeutende Streckung aufweisen. Darauf untersuchte ich ein Stück einer Nährwurzel (von einem Topfexemplare), die in den Boden eingedrungen und daselbst fortgewachsen war. Auf Längsschnitten fand ich wohl einzelne Ring- und Spiralgefäße mit geringem Abstande der Ringe und flachen Windungen; gestreckte Gefäße konnte ich jedoch keine auffinden. Die Wurzel zeigte auch schon äußerlich eine mehr gedrungene Gestalt als die herabhängenden eigentlichen Luftwurzeln.

Vielleicht würde es sich auch lohnen, der Frage nachzugehen, wozu denn jene Pflanzen mit eigentlichen Luftwurzeln, wie sie *Vanilla* besitzt, ein so rasches Wachstum derselben zeigen? Möglicherweise zur schnellen Vergrößerung der Oberfläche, da diese Wurzeln ja als Wasserdampf kondensierende Organe funktionieren.

Die Zweckmäßigkeit all dieser Erscheinungen und Tatsachen läßt sich, wie bereits bemerkt, weit besser und vollständiger in einem tropischen Klima erkennen und nachweisen; ich bin auf diese Dinge gestoßen, weil ich mir bei meinen Untersuchungen über Erdwurzeln die Frage vorlegte, wie sich wohl Luftwurzeln verhalten werden.

§ 12. Wurzeln von Wasserpflanzen.

Wir haben früher (§ 8) gesehen, daß die geringe Länge der Zuwachszone bei Erdwurzeln als eine Folge der Lebensbedingungen und der Funktion, die sie haben, betrachtet werden muß. Wenn diese Lebensbedingungen sich ändern, kann auch die Größe der

[1]) Schimper, Pflanzengeographie. pag. 336.

Zuwachszone und die Struktur der wasserleitenden Elemente eine andere sein, wie das für gewisse Luftwurzeln gezeigt wurde.

Den Lebensbedingungen, wie sie für Luftwurzeln vorhanden sind: Wachstum in einem widerstandslosen Medium, kommen jene Umstände am nächsten, unter welchen Wasserpflanzen, insbesondere flottierende, leben. Man möchte nun erwarten, daß diese Verhältnisse sich in ähnlicher Weise wie bei Luftwurzeln geltend machen würden. Das scheint jedoch nicht der Fall zu sein. Ich habe die Wurzeln einiger Pflanzen, die hier in Betracht kommen, untersucht und zwar sowohl frei schwimmender als auch solcher, deren Wurzeln noch in den Boden eindringen, aber gewiß auch keinen nennenswerten Widerstand zu überwinden haben. Es hat sich hierbei folgendes ergeben.

Bei *Vallisneria spiralis* L. beträgt die Länge der gefäßlosen Zone 0.7 mm. Die ersten zu beobachtenden Elemente lassen die Art ihrer Verdickung nicht genau erkennen; es können enge Ring- und Spiralgefäße sein oder aber auch netzförmig verdickte Elemente. Gestreckte Gefäße sind in keiner Region wahrzunehmen.

Veronica Beccabunga L. besitzt eine gefäßlose Zone von etwa 0.1 mm. Die ersten Gefäße sind spiralig verdickt; eine kleine Streckung ist vorhanden, jedoch ist dieselbe sehr gering.

Triancа bogotensis. Die gefäßlose Zone mißt 1,8 mm. Die der Spitze zunächst liegenden Elemente zeigen spiralige Verdickungen. Zuweilen treten in demselben Gefäße zwei Spiralen auf. Abstand zweier Umgänge 3.5 μ. Weiter rückwärts ist in keiner Zone irgend eine Streckung wahrzunehmen.

Eichhornia crassipes. Die Länge der gefäßlosen Zone beträgt 1,3 mm. Die ersten Gefäße sind deutlich spiralig verdickt. Ganz vorn beträgt der Abstand zweier Spiralen 2.8 μ; etwas weiter rückwärts bis 3.5 μ. In einem andern, etwas weitlumigern Gefäße aus einer dickern Wurzelspitze wurden Abstände bis zu 4 μ beobachtet. Jedoch sind die Abstände schon bei der Anlage etwas größer gewesen als im ersten Falle. Ein größerer Streckungsbetrag wurde nirgends wahrgenommen.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß zwischen den Wurzeln vieler Landpflanzen und denjenigen der untersuchten Wasserpflanzen hinsichtlich der anatomischen Struktur der Erstlingsgefäße kein nennenswerter Unterschied vorhanden ist. Die ersten zwei Pflanzen *Vallisneria* und *Veronica*, die überhaupt den Landpflanzen sehr nahe stehen, und deren Wurzeln noch in das Substrat eindringen, verhalten sich ganz wie viele typische Landpflanzen. Bei *Triancа* und *Eichhornia* ist etwas auffallend die bedeutende Länge der gefäßlosen Zone. Doch gibt es auch unter den Landpflanzen solche, deren Wurzeln Ähnliches zeigen (*Cephalanthera pallens*). Verhältnisse aber, wie viele Luftwurzeln sie zeigen, treten auch nicht entfernt zutage.

Hier fühle ich eine Lücke in meiner Arbeit, weil die Untersuchung nur so wenige Wasserpflanzen umfaßt. Aus diesem

Grunde kann auch nichts Allgemeines über das Verhalten ihrer Wurzeln bezüglich der primordialen Gefäße gesagt werden.

Wären übrigens die Lebensbedingungen und äußern Verhältnisse das allein Ausschlaggebende, so müßte, sobald diese Bedingungen andere werden, auch das Verhalten einer Wurzel sich ändern. Wenn Luftwurzeln eine große Streckungszone aufweisen und gestreckte Gefäße besitzen, so müßten wir a priori dasselbe Verhalten auch von Erdwurzeln erwarten, sobald dieselben unter ähnlichen Bedingungen wachsen, wie Luftwurzeln. Wir haben aber bereits gesehen, daß dieses wenigstens bei den Wurzeln der untersuchten Wasserpflanzen nicht der Fall ist. Im Gegenteil! Wacker[1]) hat sogar nachgewiesen, daß die von ihm in Kulturen beobachteten Landpflanzen *Vicia Faba, Lupinus albus, Helianthus annuus, Cucurbita Pepo* an ihren Wurzeln, wenn sie in Wasser kultiviert werden, keine Vergrößerung der Streckungszone, sondern sogar eine Retardation im Längenwachstum ihrer Hauptwurzeln erfahren. Umgekehrt zeigen die Wasserpflanzen *Lemna minor* und *trisulca, Azolla filiculoides* und *Hydrocharis morsus ranae* in einem normal durchfeuchteten Gartenboden beinahe gar kein Wurzelwachstum mehr. Ferner wurde von Wacker festgestellt, daß sowohl bei den Landpflanzen, als auch bei den Wasserpflanzen diese Unterschiede im Längenwachstum ihrer Wurzeln in Wasser und Erde nicht eine Folge des verschiedenen Sauerstoffgehaltes dieser Medien sind. Auch der Umstand, daß die Wurzel bei ihrem Wachstum in Erde, nicht aber im Wasser, fortgesetzt an feste Körper stößt, und daß in der Bodenflüssigkeit reichliche Nährstoffe gelöst sind, ist nicht die Ursache der fraglichen Differenzen.

Es liegt nahe, in allen diesen Fällen für ein so auffallendes Verhalten innere Ursachen verantwortlich zu machen, die wir als gegeben betrachten müssen.

§ 13. Physiologisches zum Dimorphismus einzelner Wurzeln, Beobachtungen und Versuche im Anschluß an Pfeffers Experimente.

Ich habe schon oben (§ 7) die Bemerkung gemacht, daß ich in einigen Fällen auf einen gewissen Dimorphismus bei Erdwurzeln ein und derselben Pflanze gestoßen bin, daß dieselben äußerlich eine verschiedene Gestalt zeigen und auch anatomische Verschiedenheiten aufweisen. Ich glaube, daß hier die Stelle ist, um auf diese Vorkommnisse zurückzukommen. Zugleich möchte ich damit einige mehr allgemeine Betrachtungen über den Einfluß des umgebenden Mediums auf die Gestaltung der Bodenwurzeln verbinden.

Pfeffer[2]) bemerkt in seiner Physiologie folgendes: „Die Ausdehnung und die Gestaltung in der Wachstumszone ist ge-

[1]) Wacker, Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. pag. 115.)

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II. pag. 10.

wissen Schwankungen unterworfen. So geht die Streckungszone der Zweige bei Abschluß der sommerlichen Periode in Dauergewebe über und wird demgemäß beim Austreiben der Knospe erst allmählich wieder hergestellt. Ein ähnlicher Erfolg läßt sich durch künstliche Hemmung des Wachsens erzielen. Insbesondere bei den Wurzeln wird in einem Gipsverband die wachstumsfähige Strecke schließlich auf den Vegetationspunkt reduziert . . . . Eine gewisse Verschiebung muß immer eintreten, sobald durch innere oder äußere Ursachen das Verhältnis zwischen der Schaffenstätigkeit der Vegetationspunkte und der Streckungszone in irgend einer Weise modifiziert wird. Jedenfalls muß eine wachstumsfähige Zone immer so beschaffen und untergebracht sein, daß sie ihre Aufgaben zu erfüllen vermag, also auch gegen Unbilden genügend geschützt sein.“ Bei den angeführten Versuchen mit eingegipsten Wurzeln fand Pfeffer[1]) folgendes: In Wurzeln von *Faba* war nach 2—3tägigem Eingipsen die wachstumsfähige Zone, welche sonst 10—13 mm beträgt, auf 5—6 mm, nach 25 Tagen auf 3 mm zurückgegangen. — Im starren Gipsverbande rückt die Ausbildung von Dauergewebe allmählich akropetal vor, und Zellen gehen dabei ohne Verlängerung in den Dauerzustand über, welche ohne diese mechanische Hemmung auf die doppelte Länge herangewachsen wären. — Gleichzeitig mit der Ausbildung von Dauergewebe rückt die Bildung von Nebenwurzeln akropetal vor. Ganz analoge Resultate erhielt Pfeffer auch für Wurzeln von *Zea Mays*, *Pisum sativum*, *Vicia sativa*, *Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus*.

Was die anatomischen Verhältnisse speziell betrifft, fand Pfeffer[2]), daß mit der Ausbildung von Dauergewebe auch die Gefäßbündel bis nahe an die Spitze vorrücken, und nach der zwangsweisen Hemmung werden endlich, 1—2 mm von der Spitze entfernt, ausgebildete Gefäße gefunden, die normalerweise in gleicher Ausbildung 20—40 mm hinter der Spitze auftreten. In einer Keimwurzel von *Vicia Faba* waren nach 15—27tägigem Eingipsen ausgebildete Tüpfel- und Spiralgefäße nur 1,1 mm vom Scheitelpunkte des Wurzelkörpers entfernt, während in normalen Wurzeln diese Gefäße erst 25—35 mm von der Spitze entfernt diese Ausbildung erreichen. Die Spiralgefäße waren etwas flacher geworden. Bei *Zea Mays* waren die Gefäße nach 11tägigem Eingipsen bis auf 0,4 mm gegen den Scheitelpunkt vorgerückt, während sie normaler Weise erst 30—40 mm von diesem entfernt die gleiche Ausbildung erreichen. Soweit Pfeffer in seinen Ausführungen.

Es ist nun klar, daß der Boden durch seine Beschaffenheit in ähnlicher Weise das Wachstum und die Gefäßbildung einer Wurzel beeinflussen kann, wie es Pfeffer durch einen Gipsverband vermochte, nur sind die Faktoren und Erscheinungen nicht so gut kontrollierbar wie beim Laboratoriumsversuche.

[1]) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen, pag. 120 ff.
[2]) Ebenda.

Ich habe diese Verhältnisse zwar nicht umfassend und systematisch studieren können, da ich erst im Laufe meiner anatomischen Untersuchungen darauf aufmerksam wurde. Dennoch will ich hier einiges mitteilen.

Ganz allgemein fand ich, daß bei Pflanzen, deren Wurzeln in trockenem, steinigem oder auch zähem, lehmigem Boden vegetieren, die Gefäße der letztern weiter gegen den Scheitelpunkt vorgerückt sind, als bei Wurzeln jener Pflanzen, die in einem lockern, sandigen oder auch sumpfigen, überhaupt einem leichter durchdringbaren Boden wachsen. Was insbesondere die primordialen Gefäße anbetrifft, finden sich in Wurzeln der erst erwähnten Standorte selten Gefäßschläuche mit Ringen und Spiralen von typischer Form, meist zeigen die Verdickungsleisten zahlreiche Anastomosen und nähern sich den oben (§ 7) beschriebenen Verdickungsformen. Bei Wurzeln der in zweiter Linie namhaft gemachten Standorte finden sich fast immer echte Spiral- und Ringgefäße, wie das der größere Betrag der gefäßlosen Zone auch erwarten läßt. In Wurzeln solcher Standorte fand ich die ausgeprägtesten Spiralgefäße, welche mir bei Bodenwurzeln überhaupt begegneten. Die zwei extremsten mir bekannt gewordenen Fälle bei Pflanzen von natürlichen Standorten sind die folgenden.

Bei *Fraxinus excelsior* fand ich bei Exemplaren aus trockenem, etwas steinigem Boden in den Wurzeln die Gefäße vorgerückt bis 0,18 mm hinter der Spitze. Zugleich waren weder Spiral- noch Ringgefäße auffindbar, sondern nur Elemente mit andern Verdickungsformen.

Eupatorium cannabinum dagegen, aus sumpfigem Boden, zeigte in den Wurzeln eine gefäßlose Zone von 3,5 mm Länge und deutliche Spiralgefäße.

Das sind nun Pflanzen mit extrem verschiedenen Standorten. Auch das makroskopische Aussehen der Wurzeln ist schon ein ganz verschiedenes. Bei *Fraxinus* sind dieselben kurz, gedrungen und reichlich verzweigt, während sie bei *Eupatorium* lang und unverzweigt sind.

Aber auch bei einer und derselben Pflanze fand ich Unterschiede betreffs der Wurzeln, die wohl nur durch Bodeneinflüsse zu erklären sind. So beobachtete ich, daß bei *Clematis vitalba* L. und *Viburnum lantana* die gefäßlose Zone der Wurzeln bei Exemplaren aus feuchtem, wenig steinigem Boden etwas länger ist, als bei solchen aus sehr trockenem, insbesondere steinigem Schotterboden.

Ein anderer Fall betrifft die Wurzeln von *Abies excelsa*. Als ich Material sammelte, nämlich Wurzelspitzen, grub ich einmal zwei junge Tännchen aus. Der Standort war ein steiniger, trockener Boden, welcher besonders auch der Sonnenhitze ausgesetzt war, so daß die Tännchen kein gutes Fortkommen zeigten. Sie besaßen ein reichverzweigtes Wurzelwerk, das aber schon äußerlich den Eindruck langsamen Wachstums machte. Diese Wurzeln (Fig. 36) besitzen eine gefäßlose Zone von 0,7—1 mm Länge, und für sie habe ich oben (§ 7) das Fehlen von Ring-

und Spiraltracheiden und das Auftreten behöftporiger Elemente beschrieben. Später grub ich nochmals junge Tännchen aus, jedoch in einem sehr wasserreichen Boden. Die oberste Schicht desselben war relativ trocken, von Kies und Erde gebildet. Der Untergrund war ein Schotterboden, welcher von einem nahen Wasserlaufe ganz durchtränkt war. Ich fand nun an den gut aussehenden und leicht herauszuhebenden Bäumchen ganz oben ähnliche Wurzeln wie im ersten Falle, dann aber, in die Tiefe dringend, eine größere Zahl langer, hellbräunlich gefärbter Wurzeln, die viel dicker waren, sehr üppig aussahen und in einzelnen Fällen eine Länge von mehr als 40 cm erreichten (Fig. 35). Für diese Wurzeln beträgt die gefäßlose Zone 2,5—3 mm. Die Struktur der zuerst sichtbaren Elemente wurde schon oben (§ 7) beschrieben. Hervorzuheben ist, daß die Wurzeln der ersten Art, also von trockenen Standorten, reichlich Seitenwurzeln besitzen, und zwar bis kurz hinter die Spitze der Hauptwurzel, während die Wurzeln der zweiten Art unverzweigt sind. Pfeffer führt, wie wir oben sahen, das Vorrücken der Bildung von Nebenwurzeln als Folge der mechanischen Hemmung durch den Gipsverband an.

Wurzeln mit ähnlichem Dimorphismus, jedoch in engern Grenzen, beobachtete ich ferner bei einem Exemplare von *Aspidium filix mas*. Die kurzen Wurzeln zeigen die ersten Elemente 0,4 mm hinter der Spitze, die längern etwa 1,1 mm. Da ich die betreffenden Wurzeln nicht selbst sammelte, ist es mir nicht möglich, etwas Sicheres über die Bodenverhältnisse beizufügen.

Um zu erfahren, ob Bodenverhältnisse wohl auch so starke Hemmungen des Wachstums hervorzubringen vermöchten, wie Pfeffer dieses künstlich durch Eingipsen bewirkte, ließ ich Pflanzen von *Zea Mays* und *Vicia Faba* 20—25 Tage in einem harten, wenig durchfeuchteten Boden wachsen. Die anatomische Untersuchung freipräparierter Wurzeln solcher Pflanzen ergab, daß bei *Zea Mays* die Gefäße bis auf 0,3 mm gegen den Scheitelpunkt vorgerückt waren, während Pfeffer dieselben nach 11-tägigem Eingipsen auf 0,4 mm vorgeschoben fand. Bei *Vicia Faba* waren dieselben bis auf 0,5 mm vorgerückt, bei den Versuchen Pfeffers nach 15—27tägigem Eingipsen auf 1,1 mm. Bei *Zea Mays* fanden sich unter den am weitesten vorgeschobenen Elementen, also 0,3 mm rückwärts von der Spitze bereits porös und netzförmig verdickte Gefäße. Ob echte Ring- und Spiralgefäße auch noch vorhanden sind, vermochte ich nicht festzustellen, jedoch beobachtete ich Formen, welche Übergänge zwischen spiraliger und netzförmiger Struktur zeigten. Bei *Vicia Faba* fand ich bei der trockenen Kultur keine echten Spiralgefäße, während Pfeffer noch Spiralgefäße mit flachen Windungen beobachtete. Ich konnte nur Formen mit porös-netzartigen Verdickungen feststellen und als jüngste Elemente scheinbare Spiralgefäße, die aber so zahlreiche Anastomosen besitzen, daß eine Streckbarkeit absolut ausgeschlossen ist. Zum Vergleiche wurden die beiden Pflanzen auch in Wasserkulturen

gezogen. Bei den Wurzeln aus solchen war in beiden Fällen die gefäßlose Zone bedeutend größer als oben. Dieselbe war jedoch nicht genau bestimmbar, weil in den Gefäßschläuchen ein ganz allmähliches Hervortreten der Verdickungen stattfindet. Die der Spitze zunächst liegenden Gefäße zeigten echte Spiralen oder Ringe, zwar auch ohne bemerkbare Streckung. Elemente mit netzförmig poröser Verdickung fanden sich erst ziemlich weit rückwärts.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß die Bodenbeschaffenheit in der Tat ein das Wachstum und die innere Gestaltung der Wurzel beeinflussender Faktor ist. Insbesondere zeigt sich, wenigstens für diese speziellen Fälle, daß die Verdickungsform so wie das örtliche Auftreten der primordialen Gefäße oder Elemente in einigem Maße von der Beschaffenheit des umgebenden Mediums abhängig sind.

Im allgemeinen habe ich bei meinen Untersuchungen über die Länge der gefäßlosen Zone nebst den anatomischen Begleiterscheinungen das eingangs dieses Kapitels mitgeteilte Resultat erhalten, nämlich, ihre beschriebene Abhängigkeit von der Bodenbeschaffenheit. In vielen einzelnen Fällen habe ich jedoch öfters keine genaue Übereinstimmung gefunden, selbst bei Wurzeln einer und derselben Pflanze des gleichen Standortes. Teilweise wird der Grund darin liegen, daß die einzelnen Wurzeln individuelle Schwankungen zeigen. Auch habe ich zu wenig Vergleichsmaterial von verschiedenen Standorten zu meiner Verfügung gehabt. Eine eingehende Untersuchung dieser Verhältnisse wird sich jedenfalls auch die Frage vorlegen müssen, welche Rolle die systematische Verwandtschaft in all diesen Dingen spielt.

Zusammenfassung der Resultate des I. Teils.

1. Die Gefäßbündel monokotyler Stämme lassen sich in 9 Typen ordnen, wobei vom 1. bis zum 9. die Begrenzungsfläche zwischen Hadrom und Leptom immer kleiner wird.

2. Für die Modellierung dieser verschiedenen Bautypen dürften in Betracht kommen: ernährungsphysiologische und mechanische Momente, sodann auch der Einfluß des zeitlichen Beginnes und Verlaufes der Vegetationsperiode.

3. Vom mechanischen Standpunkte aus sind zu erklären die Bündel des 6. und 8. Typus.

4. Die Lehre, daß im Stengel die Vasalteile immer ihre engsten Gefäße nach innen (im Blatte nach oben), die weitesten nach außen (im Blatte nach unten) kehren, darf nicht zu sehr verallgemeinert werden, da eine ganze biologische Gruppe ein gegenteiliges Verhalten zeigt. Diese Erscheinung, daß Gefäßbündel nach Bildung von wenigen oder gar keinen englumigen Primanen sofort sehr große oder größte Gefäße bilden und mit

kleinsten aufhören, ist durch die starke Transpiration zu erklären, welche bei schnell einsetzender und rasch sich entwickelnder Vegetation auf einmal vergrößerte Anforderungen an das Leitungssystem stellt.

Die genannte Erscheinung findet sich, was beachtenswert ist, bei Pflanzen, deren ganze Vegetationsdauer auf eine kurze Zeit beschränkt ist. (Biologische Gruppe der Zwiebel- und Knollengewächse.)

Zusammenfassung der Resultate des II. Teils.

1. Der Ausdruck „primordiales Gefäß“ ist weder als ein anatomischer noch als ein anatomisch-physiologischer, sondern nur als ein zeitlicher aufzufassen.

2. Die eigentümlichen biologischen Verhältnisse und Aufgaben der Erdwurzeln verbieten nicht bloß eine beträchtliche Länge der Streckungszone, sondern rufen in vielen Fällen eine besondere Ausgestaltung der primordialen Elemente hervor. In den extremsten derartigen Verkommnissen fehlen Ring- und Spiralgefäße ganz. Anschließend daran zeigen andere Wurzeln Erstlingselemente mit anastomosierenden Ringen und Spiralen. Endlich folgen solche, die wohl echte Ring- und Spiralverdickungeu aufweisen, aber keine bemerkenswerte Streckung derselben zeigen. Allen diesen Fällen gegenüber steht eine Gruppe mit stammähnlichem Verhalten, d. h. mit mehr oder weniger gestreckten Ring- und Spiralgefäßen (gewisse Luftwurzeln).

3. In Wurzeln aus lockerm oder sumpfigem Boden sowie insbesondere in Luftwurzeln (2) ohne starkes Velamen und in Nährwurzeln, die sämtlich infolge des geringen Widerstandes, der ihrer Verlängerung entgegen steht, eine große Streckungszone besitzen, zeigen die Primordialgefäße spiralige oder ringförmige Verdickung mit größeren Abständen. Die Abhängigkeit des Baues der primordialen Gefäße von den Bodenverhältnissen wurde durch vergleichende Untersuchungen und durch einige Kulturversuche dargetan. Letztere ergaben, daß durch die Bodenbeschaffenheit ähnliche Wirkungen zutage treten, wie sie nach Pfeffers Versuchen (Eingipsen) künstlich hervorgerufen wurden. Insbesondere werden durch gewisse Böden Wachstumshemmungen hervorgerufen, welche ein apikales Vorrücken der Gefäßbildungszone veranlassen und die Bildung von ringförmig und spiralig verdickten Primordialelementen mehr oder weniger unterdrücken. Individuelle Verschiedenheiten und Erblichkeitsverhältnisse beeinflussen indes in noch nicht bekannter Weise ebenfalls die in Rede stehenden Strukturen.

4. Entwicklungsgeschichtlich wurde festgestellt, daß in Wurzeln von *Ranunculus nemorosus*, *Veronica Anagallis* und teilweise auch in solchen von *Ligustrum vulgare* ein und dasselbe Gefäß in seinem Verlaufe von der Spitze nach rückwärts eine verschiedene Struktur zeigt.

Die Untersuchungen zu der vorliegenden Arbeit wurden im Sommersemester 1902 im bot. Institut der Universität Freiburg in der Schweiz, auf Anregung von Herrn Professor Dr. Westermaier, begonnen und im Wintersemester 1903 zu Ende geführt. Für seine stete Leitung und gütigen Ratschläge bei meiner Arbeit sowie auch für die Überlassung von teilweise in Java gesammeltem Untersuchungsmaterial erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Zu aufrichtigem Danke bin ich ferner verpflichtet den Herren Dr. Ed. Fischer, Universitätsprofessor und Direktor des botanischen Gartens in Bern und P. Maurus Gentinetta, O. S. B. Gymnasialprofessor in Sarnen, deren Güte ich einen Teil des Untersuchungsmaterials verdanke.

Literatur-Verzeichnis.

de Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

Frank, B. Lehrbuch der Botanik. Bd. I. Leipzig 1892.

Grisebach, A. Die Vegetation der Erde. Leipzig 1872.

Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. II. Auflage. Leipzig 1896.

Kny, L. Über einige Abweichungen im Bau des Leitbündels der Monokotyledonen. (Sonderabdruck aus den Verhandlungen des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. Berlin 1881.)

Lange, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der verholzten Gefäße und Tracheiden. (Flora. Bd. 74. 1891.)

Laux, W. Ein Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen. [Inauguraldissertation. Berlin 1887.]

v. Mohl, H. Vermischte Schriften botanischen Inhaltes. Tübingen 1845.

Nägeli, C. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft I. Leipzig 1858.

Nathansohn, A. Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. (Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. 32. 1898.)

Pax, F. Prantls Lehrbuch der Botanik. XI. Auflage. Leipzig 1900.

Pfeffer, W. Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen. Leipzig 1893.

Pfeffer, W. Pflanzen-Physiologie. II. Aufl. Bd. II. Leipzig.

Rikli, M. Botanische Reisestudien auf einer Frühlingsfahrt durch Korsika. Zürich 1903.

Russow, E. Betrachtungen über das Leitbündel und Grundgewebe aus vergleichend morphologischem und phylogenetischem Gesichtspunkte. [Festschrift.] Dorpat 1875.

Russow, E. Vergleichende Untersuchungen etc. (Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. Tome 19. 1873.)

Sachs, J. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1893.

Sachs, J. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Leipzig 1889.

Schimper, A. F. W. Die epiphytische Vegetation Amerikas. (Bot. Mittg. a. d. Tropen. Heft 2. Jena 1888.)

Schimper, A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

Schwendener, S. Gesammelte botanische Mitteilungen. 1898.

Strasburger, E. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. III. Aufl. Jena 1898.

Wacker, J. Die Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 32. 1898.)
Went, F. A. F. C. Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. (Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. XII.)
Zimmermann, A. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau 1887.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren wurden mit Hülfe des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. In den Figuren 1—6 und 9—20 finden sich unten die Gefäße, während *l* die Lage des teilweise durch punktierte Linien abgegrenzten Leptoms bezeichnet. Die Figuren 21—29, 31, 40—44 stellen die Endigungen von Elementen in Wurzelspitzen dar, und zwar sind es immer die dem Vegetationspunkte zunächst liegenden, also die jüngsten. Vor ihnen befanden sich in allen Fällen keine differenzierten Hadromelemente.

Fig. 1. *Leucojum vernum.* Gefäßbündel aus dem Stammquerschnitt 3—4 cm oberhalb der Zwiebel. Vergr. 240.
Fig. 2. *Scilla bifolia.* Bündel aus einem Blattquerschnitt. Vergr. 240.
Fig. 3. *Galanthus nivalis.* Bündel aus einem Blattquerschnitte, zeigt die Abplattung der Gefäße. Vergr. 240.
Fig. 4. *Leucojum vernum.* Kleines Bündel aus einem Stammquerschnitt unterhalb der Blüte, beginnt innen mit dem größten Gefäße. V. 240.
Fig. 5. *Scilla bifolia.* Bündel aus einem Blattquerschnitte. Sieht der Hadromplatte einer Wurzel ähnlich. Vergr. 240.
Fig. 6. *Leucojum vernum.* Aus einem Blattquerschnitt. Vergr. 240.
Fig. 7. *Tofieldia calyculata.* Gefäßbündel aus einem Stammquerschnitt. *g* Gefäße, *l* Leptom, durch *m*, mechanische verdickte Zellen, in zwei Teile geteilt. Vergr. 500.
Fig. 8. *Scilla bifolia.* Skizze eines Querschnitts durch Stamm und Blätter etwa 2 cm oberhalb der Zwiebel. Vergr. 30.
Fig. 9—11. *Narcissus poeticus.* Gefäßbündel von Querschnitten, welche unten, in der Mitte und zu oberst durch das Blatt gehen. Fig. 9 zeigt deutlich bandförmige Anordnung der Elemente des Hadroms., während dieselbe bei 10 kaum, bei 11 gar nicht mehr zu beobachten ist. Vergr. 240.
Fig. 12. *Narcissus poeticus.* Gefäßbündel aus einem Querschnitt durch den Stamm 4 cm unter dem Hochblatt. Der Hadromteil ist gegen das Leptom geradlinig abgegrenzt; um letzteres gruppieren sich mechanische Zellen in bogenförmiger Anordnung. Vergr. 240.
Fig. 13. *Narcissus poeticus.* Bündel aus einem Querschnitt über dem Hochblatt. Der mech. Belag ist verloren gegangen. Der Hadromteil hat eine bifurkate Gestalt angenommen. Vergr. 240.
Fig. 14. *Colchicum autumnale.* Gefäßbündel aus einem Stammquerschnitt; beginnt mit den engsten Gefäßen und endigt mit den größten. Vergr. 240.
Fig. 15. *Colchicum autumnale.* Gefäßbündel aus einem Blattquerschnitte. Die größten Gefäße befinden sich in der Mitte. Gegen das Leptom zu finden sich kleinere und kleinste. Vergr. 240.
Fig. 16. *Fritillaria tenella.* Gefäßbündel aus dem Stammquerschnitt. Das Bündel beginnt mit großlumigen Gefäßen, schließt mit bedeutend engern. Vergr. 240.
Fig. 17. *Allium sphaerocephalum.* Bündel aus dem Stammquerschnitt. Vergr. 240.
Fig. 18. *Arum macultaum.* Bündel aus dem Stammquerschnitt. Vergr. 240.
Fig. 19, 20. *Gladiolus* sp. (frühblühende Art aus einem Gewächshaus). Fig. 19. Querschnitt eines Gefäßbündels aus dem Stamm. Fig. 20. Bündel aus einem Blattquerschnitt. Die äußersten engen Gefäße sind

porös verdickte Gefäße (die Wandung derselben ist in der Zeichnung etwas zu dick ausgefallen). Vergr. 240.

Fig. 21. *Equisetum* spec. (vergl. das oben über die Fig. 21—29, 31, 40—44 Bemerkte). Vergr. 500.

Fig. 22. *Neottia nidus avis.* Vergr. 500.

Fig. 23, 24. *Epipactis latifolia.* 24 bei hoher Einstellung. Die punktierten Umrisse treten erst bei etwas tieferer Einstellung hervor. V. 500.

Fig. 25, 26. *Vinca minor.* Vergr. 500.

Fig. 27. *Majanthemum bifolium.* Vergr. 500.

Fig. 28. *Anagallis arvensis.* Vergr. 500.

Fig. 30. *Viburnum Lantana.* Elemente aus der vordersten Spitze der Wurzel. a Zellschlauch mit beginnender netzförmiger Verdickung, die im Präparat noch zarter ist als hier in der Zeichnung. b netzförmig porös verdickte Tracheide. V. 500.

Fig. 31. *Viburnum Lantana.* Vergr. 500.

Fig. 32. *Ligustrum vulgare.* Aus der Spitze einer Wurzel. a zwei Tracheiden, deren porös netzförmige Verdickung nicht gezeichnet ist, begleitet von Elementen, die mit Hoftüpfeln versehen sind. *l* das Lumen dieser Elemente. Vergr. 500.

Fig. 33. *Veronica Anagallis.* Zwei Stücke eines und desselben Gefäßes aus einer Wurzelspitze. *a* der jüngere Zustand mit spiraligen Verdickungen, die teilweise anastomosieren, geht allmählich in den Zustand *b* über, welcher eine netzförmige Verdickung aufweist. Vergr. 500.

Fig. 34. *Ranunculus nemorosus.* Drei verschiedene Stadien eines und desselben einer Wurzelspitze entstammenden Gefäßes. *a* das jüngste, *c* das älteste. Vergr. 500.

Fig. 35. *Abies excelsa.* Stück einer der längern Wurzeln aus stark feuchtem Boden; hellbräunlich gefärbt, unverzweigt. $^1/_1$.

Fig. 36. *Abies excelsa.* Stück einer der kürzern Wurzeln, aus trockenem Boden; mit Verzweigungen. $^1/_1$.

Fig. 37. *Monstera dilacerata.* Längsschnitt durch eine Luftwurzel (Nährwurzel). *c* bezeichnet die Seite, wo sich das Mark befindet. Vergr. 430.

Fig. 38. *Vanilla planifolia.* Längsschnitt durch eine Luftwurzel. *c* bezeichnet die Markseite. Vergr. 430.

Fig. 39. *Ligustrum vulgare.* *a* Zellschlauch mit zart netzförmigen Verdickungen, gegen die Vegetationsspitze der Wurzel zu am meisten vorgeschoben, *b* Stück eines fertigen Elementes. Vergr. 500.

Fig. 40. *Polygonatum verticillatum.* Vergr. 500.

Fig. 41. *Vicia sepium.* Vergr. 500.

Fig. 42. *Abies excelsa.* Ende einer Tracheide mit Hoftüpfeln, aus der Spitze einer der kürzern Wurzeln (Fig. 36). Vergr. 500.

Fig. 43. *Aspidium filix mas.* Ende einer Tracheide aus einer der längern Wurzeln. Vergr. 500.

Fig. 44. *Aspidium filix mas.* Ende einer porös verdickten Tracheide aus einer der kürzern Wurzeln. Vergr. 500.

Vita.

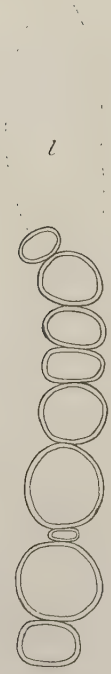
Natus sum die XVI. mensis Januarii 1876 in vico Flühli, pagi Lucernensis, patre Nicolao, matre Magdalena e gente Lischer quam adhuc perstitem esse gaudeo.

Auctumno anni 1889 in gymnasium Sarnense receptus sum, hacque schola septem per annos frequentata, maturitatis testimonio instructus, anno 1896 in monasterium Muro-Griesense ingressus sum. Anno 1899 sacerdos factus, auctumno hujus anni universitatem litterariam Leopoldinam Franciscam Oenipontanam adii. Cujus cum civis philosophorum ordini per quattuor semestria adscriptus fuissem, ad universitatem Friburgensem Helvetiorum transii, ubi per tria semestria rebus naturalibus operam dedi.

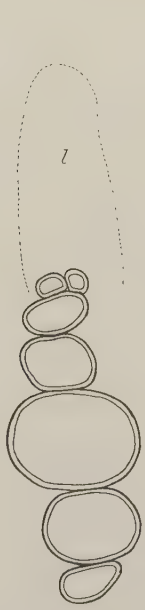
Praeceptores mihi fuerunt clarissimi viri: Baumhauer, Blaas, Cathrein, v. Dalla Torre, Heider, Heinricher, Hillebrandt, Kathariner, Klemenčič †, Sennhofer, Überhorst, Wackernell, Westermaier †.

Quibus omnibus de me bene meritis gratias ago quam maximas semperque habebo.

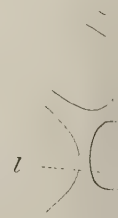
1.



2.

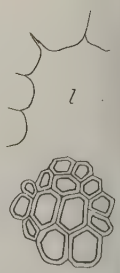


3.



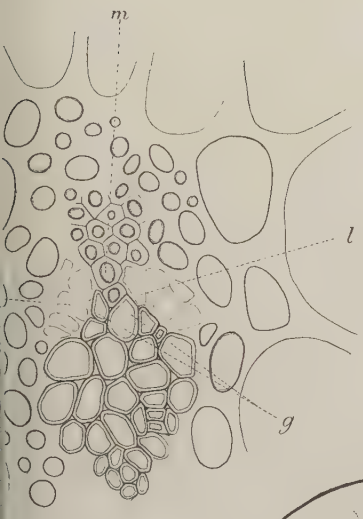
9.

10.

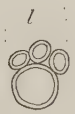


11.

Scherer gez.



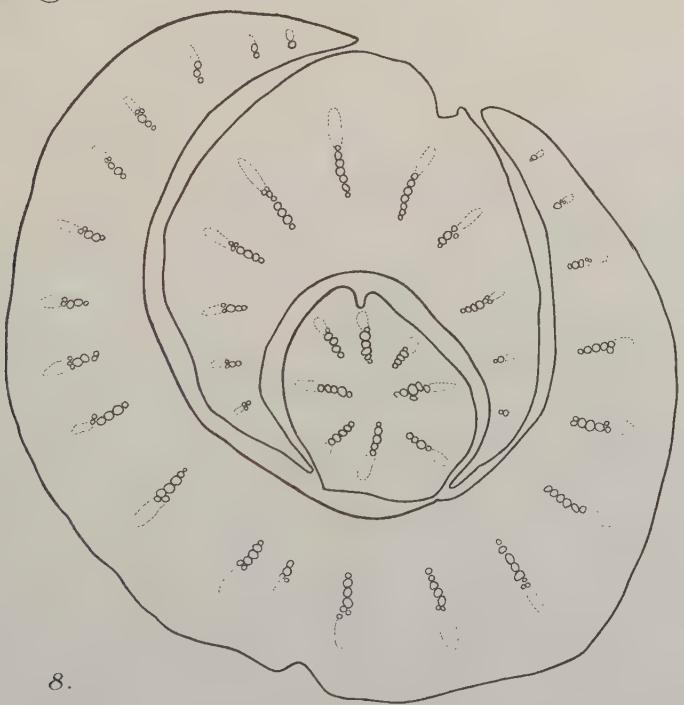
7.



4.

5.

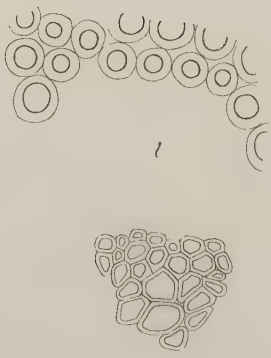
6.



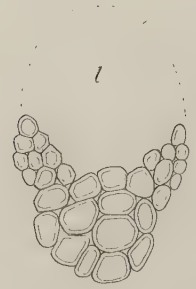
8.

ischer, Jena.

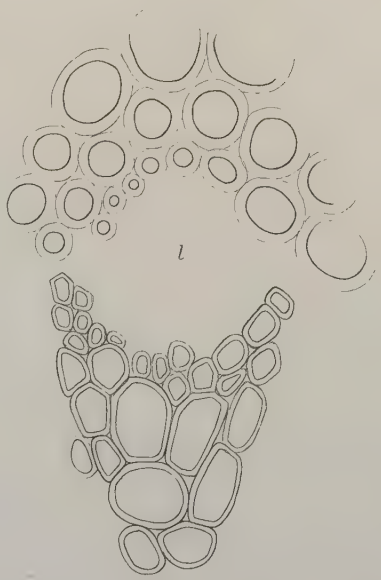
Lith. Anstv. J. Arndt, Jena.



12.



13.

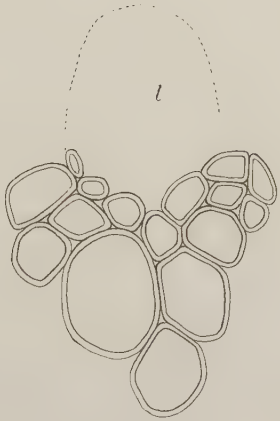


17.

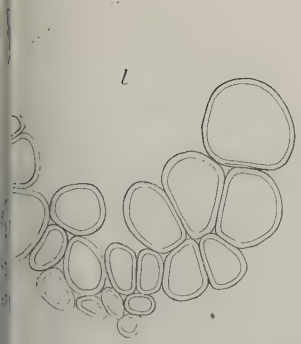
18.

14.

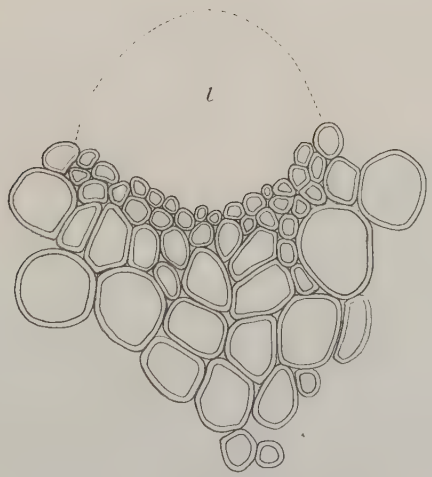
15.



16.



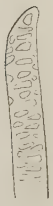
19.



20.

Fischer del.

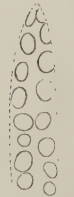
Lith.Anst.v.J.Arndt,Jena



21.

22.

23.

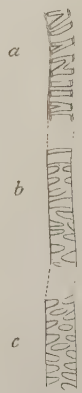


24.

31.

32.

33.

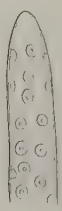


34.

39.

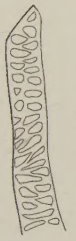
40.

41.

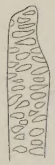


42

Scherer gez.

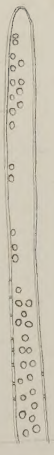


26.

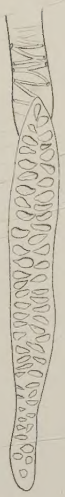


27.

28.

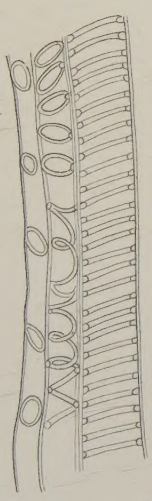


29.



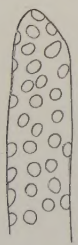
30.

36.

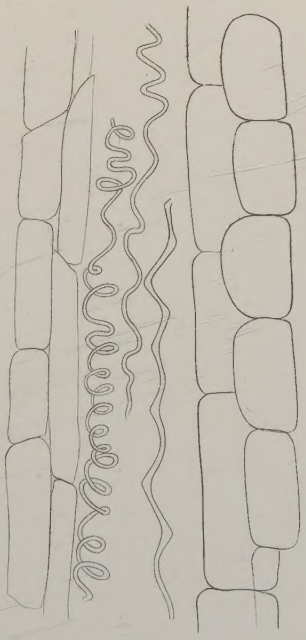


38.

43.



44.



37.

scher Jena.

Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.